ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 88

6

ИЮНЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2003

УДК 581.3

© И. И. Шамров

ИНТЕГУМЕНТ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ: ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ, СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ

I. I. SHAMROV. THE INTEGUMENT OF FLOWERING PLANTS: ORIGIN, DIFFERENTIATION, STRUCTURE AND FUNCTIONS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факт (812) 234-45-12
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu

Поступила 27.12.2002

Интегументы семязачатка возникают за счет периклинальных или наклонных делений эпидермальных и субэпидермальных инициалей в соответствии с тремя типами (дермальный, субдермальный и дермально-субдермальный). В ходе развития в них дифференцируются такие структуры, как микропиле, микропилярный воротничок, оперкулум, интегументальный тапетум, или эндотелий. Эволюция интегумента происходила в тесной связи с другими структурами семязачатка и осуществлялась несколькими путями в направлении от би- к унитегмальности, от интегументов дермально-субдермального происхождения к интегументам субдермального или дермального происхождения (в зависимости от того, какие инициали получили преимущественное развитие), от многослойных интегументов к двуслойным.

Ключевые слова: интегумент, происхождение, дифференциация, строение, функции, направления эволюции.

Ранее на основании литературных и собственных данных нами была предложена система принципов организации и типизации семязачатка цветковых растений (Шамров, 1999б), которые составили базис исследований по его развитию и строению у представителей различных семейств. Использование этих принципов позволило выявить закономерности морфогенеза, провести типизацию и оценить взаимосвязи, обусловливающие функционирование семязачатка как сложной интегрированной системы. Обсужден ряд спорных вопросов, касающихся происхождения, дифференциации, строения и направлений эволюции нуцеллуса (Шамров, 2002б). В настоящем исследовании будут рассмотрены различные аспекты развития и строения интегумента.

О происхождении интегумента

Интегумент — структура, окружающая мегаспорангий (= нуцеллус) семенных растений. Синоним: покров.

Первые исследователи (Grew, 1672; Malpighi, 1675), обнаружившие большое сходство в строении семени растений и плода животных, различали в семени две оболочки (нем. Hülle, фр. envelopре): наружную (хорион) и внутреннюю (амнион). По современным представлениям, наружная оболочка является семенной кожурой, а внутренняя — нуцеллусом. J. Gaertner (1788) назвал жесткую часть семенной кожуры «Topf» (нем. горшок, кастрюля, скорлупа), которая при переводе на латинский язык приобрела название «testa», а внутреннюю — «membrana interna». В дальнейшем было обнаружено, что семенная кожура состоит из 2 самостоятельных оболочек, которые R. Brown (1818, 1826) обозначил как «мембраны». Было высказано предположение, что истинной мембраной является только внутренняя (фр. tégument, лат. membrana interna). Наружная мембрана (он называл ее также тестой) в качестве дополнительной мембраны как бы «покрывает» развивающийся семязачаток; ей было дано название «интегумент» (фр. in — не и tégument — мембрана, оболочка).

Позже (Brown, 1934) было предложено различать «простой интегумент» (лат. integumentum simplex) и «двойной интегумент» (лат. integumentum duplex) для обеих мембран семязачатка и семени. После опубликования работы M. Schleiden (1837) наружную и внутреннюю мембраны семязачатка стали называть наружный и внутренний интегументы (лат. integumentum exterius и i. interius соответственно). Однако в течение длительного времени наряду с термином «интегумент» использовался термин «мембрана» («оболочка»), что встречается еще у F. Netolitzky (1926). Последний, трактуя термины «наружный и внутренний интегумент», обозначает их как «tegumentum exterius и t. interius».

C. Mirbel (1829) называл мембраны семязачатка первой (primine) и второй (secondine) оболочками и считал их истинными (фр. téguments propres). Обе оболочки могут входить в состав тесты зрелого семени. Однако, по его мнению (Mirbel, 1830), когда она образована только первой оболочкой (primine), то ее лучше обозначать как «lorique» (панцирь), а вторую оболочку семени — как «tegmen». В том случае, когда secondine является частью тесты, функцию тегмена берет на себя сохраняющийся нуцеллус. В современной литературе по строению семян «теста» понимается либо широко, как вся семенная кожура, либо узко (чаще), как производное наружного интегумента. Тегмен — производное внутреннего интегумента (Corner, 1976; Данилова, Кирпичников, 1985; Данилова, 1997).

Разнообразие семязачатков по числу интегументов

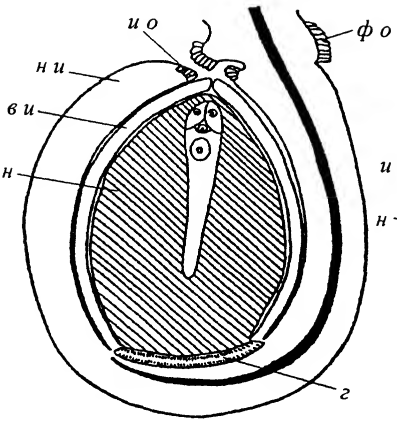
Уже в ряде ранних работ (Brown, 1818, 1826, 1834; Schleiden, 1837) семязачатки цветковых растений по числу интегументов разделяли на **битегмальные** (двупокровные) и **унитегмальные** (однопокровные) (**рис.** 1, *1*, *2*, *4*). В дальнейшем (Hofmeister, 1858; Warming, 1878; Johow, 1885, 1889) выделяется еще одна категория семязачатков — **атегмальные**. Битегмальные семязачатки обнаружены почти у всех однодольных и многих двудольных, унитегмальные — преимущественно у двудольных (спайнолепестные), атегмальные — у некоторых паразитных растений (*Loranthaceae*, *Misodendraceae*). Среди цветковых растений битегмальные семязачатки выявлены в 237 семействах, а унитегмальные — в 114 (Камелина, 1991).

Интегументы (или интегумент) могут быть развиты в разной степени. Крайняя степень редукции до инициальных клеток характерна для ряда паразитных растений (например, *Santalaceae* — Ram, 1959; Шамров, 1994а; Шамров и др., 2001; некоторые *Gentianaceae* — Bouman, Louis, 1989) (рис. 1, *5*). Полное отсутствие интегумента наблюдается только в недифференцированном на структуры семязачатке (некоторые виды *Opiliaceae*, *Loranthaceae*, *Santalaceae* — Fagerlind, 1948; Dixit, 1955; Agarwal, 1961, и др.).

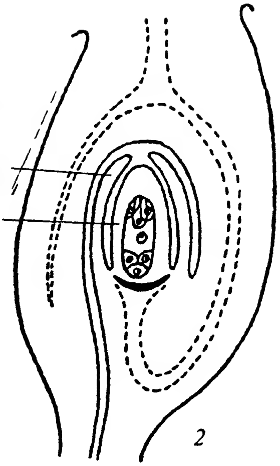
Наружный интегумент — дистальный по отношению к нуцеллусу покров в битегмальных семязачатках. Его толщина варьирует у разных таксонов от 2 (*Sauru-*

Рис 1. Разнообразие семязачатков по строению.

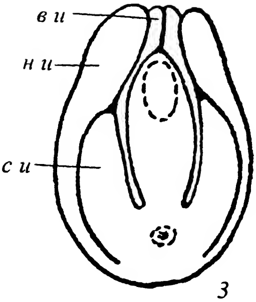
1 — битегмальный семязачаток с интегументальным и фуникулярным обтураторами у *Victoria amazonica* (по: Шамров, Винтер, 1991); *2* — унитегмальный семязачаток у *Ceratophyllum demersum* (по: Шамров, 1997в); *3* — семязачаток с тремя интегументами у *Cananga odorata* (по: Corner, 1949); *4* — битегмальный семязачаток с ариллусом у *Ungnadia speciosa* (по: Anisimova, Shamrov, 1997); *5* — семязачаток с инициалями интегумента у *Santalum album* (по: Шамров и др., 2001); *6*—*8* — семязачаток с ариллусом у *Passiflora triloba* (*6*, *7* — по: Planchon, 1845) и *Myristica fragrans* (*8* — по: Маметьева, Камелина, 1981); *9*, *10* — семязачаток с ариллоидом у *Stachyurus praecox* (*9*) и *Euphorbia pilosa* (*10*) (по: Corner, 1976). *ал* — ариллоид, *ар* — ариллус, *в и* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *и* — интегумент, *и и* — инициали интегумента, *и о* — интегументальный обтуратор, *н* — нуцеллус, *н и* — наружный интегумент, *н к* — нуцеллярный колпачок, *пд* — подиум, *пс* — постамент, *с и* — средний интегумент, *ф о* — фуникулярный обтуратор.



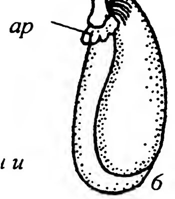
1



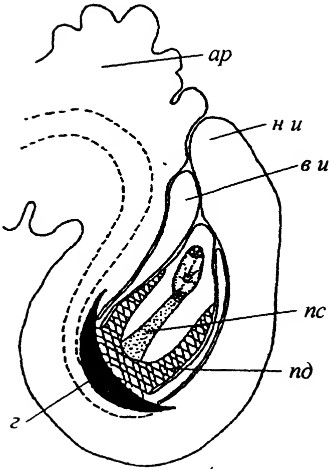
2



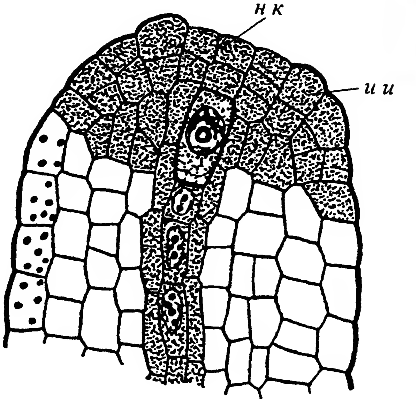
3



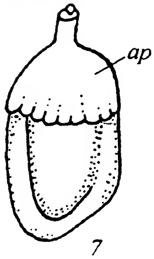
6



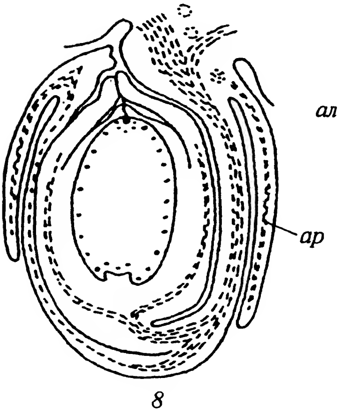
4



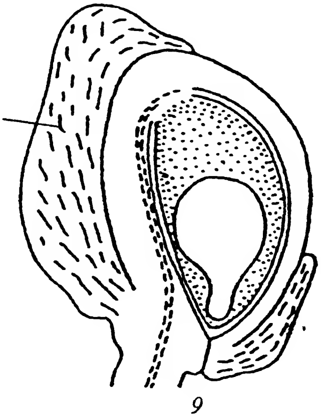
5



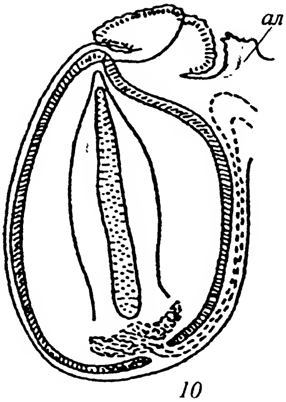
7



8



9



10

raceae — Никитичева, 1981; некоторые *Liliaceae* — Шамров, 1999а) до 4—8 (*Balanitaceae* — Nair, Jain, 1956) и даже 20—25 (*Paeoniaceae* — Федотова, 1988) слоев клеток. В обращенных (анатропных, кампилотропных и амфитропных) семязачатках происходит конгенитальное срастание части наружного интегумента с фуникулусом и образуется **рафе**. У представителей почти 80 семейств двудольных и однодольных растений (Bouman, 1984) в наружном интегументе дифференцируется проводящий пучок: простой (*Hemerocallidaceae* — Савченко, Комар, 1965; *Magnoliaceae* — Фрейберг, Камелина, 1981) или разветвленный (*Connaraceae*, *Meliaceae* — Boesewinkel, Bouman, 1984; *Euphorbiaceae* — Tokuoka, Tobe, 2001), доходящий до микропиле (Kühn, 1928; Данилова, 1994). В процессе развития наружный интегумент преобразуется в тесту.

Внутренний интегумент — проксимальный по отношению к нуцеллусу покров в битегмальных семязачатках. Внутренний интегумент обычно менее массивный, чем наружный, например, у однодольных он является 2—3-слойным. Однако у ряда таксонов внутренний интегумент может состоять из большого числа слоев: 4—5 (*Burseraceae* — Wiger, 1935) или 7—10 (*Neuradaceae* — Murbeck, 1916). В процессе развития семени характер поведения внутреннего интегумента у разных таксонов различен. У одних таксонов (*Polygonaceae* — Lonay, 1922; *Zingiberaceae* — Плиско, 1985) он разрушается полностью, у других (*Amaranthaceae* — Kowal, 1954; *Berberidaceae* — Тахтаджян, Меликян, 1972; *Liliaceae* — Петрова, 1977) образует тегмен.

В **унитегмальных семязачатках** интегумент, как правило, многослойный: 6—8 в сем. *Valerianaceae* (Камелина, 1980), 15—20 — *Apiaceae* (Гревцова, 1987), 25—28 слоев клеток — *Alangiaceae* (Алимова, 1987а). Толщина интегумента может варьировать даже в пределах одного семейства, например, в сем. *Gentianaceae* — 2—3 слоя у *Gentianopsis ciliata*, 4—5 — у *Swertia minor*, 5—7 — у *Gentianopsis barbata* и *Gentianella lingulata*, 8—10 — у *Gentiana cruciata* и 15—20 слоев — у *Gentiana lutea* и *Swertia iberica* (Guèrin, 1903; Stolt, 1921; Шамров, 1988, 1990; Shamrov, 1991, 1996). Примечательной особенностью унитегмального семязачатка многих таксонов (преимущественно спайнолепестных) является образование **интегументального тапетума**. В интегументе некоторых растений дифференцируется проводящий пучок (*Dipsacaceae*, *Valerianaceae* — Камелина, 1980; *Convolvulaceae* — Никитичева, Проскурина, 1989; *Campanulaceae* — Шамров, Жинкина, 1994). В процессе развития большинство клеток интегумента разрушаются и в зрелом семени он сохраняется в виде эпидермального слоя, строение клеток которого различается у разных таксонов.

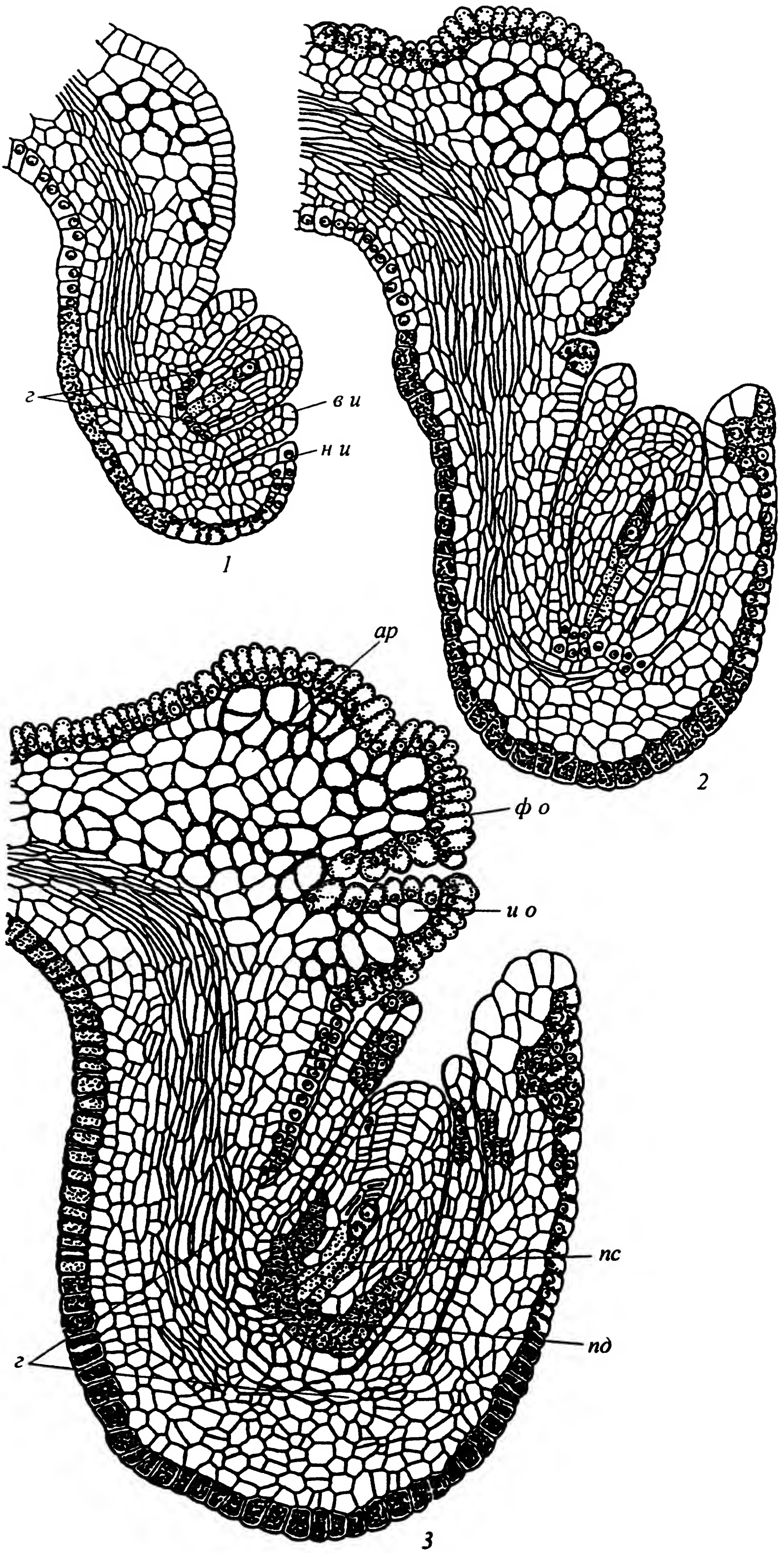
У некоторых цветковых растений было описано три и даже четыре интегумента. Третьим интегументом некоторые исследователи (Gaertner, 1788; Warming, 1878; Corner, 1954, и др.) считают **ариллус**, а четвертым — **средний интегумент**, описанный у *Annonaceae* (Corner, 1949) (рис. 1, *3*).

Ариллусы (лат. arillus — присемянник, кровелька) — семенные придатки различного происхождения. Их развитие начинается в семязачатке и заканчивается после оплодотворения. В зрелом семени они часто представляют собой сочные, окрашенные образования, основной функцией которых является участие в процессе диссеминации (рис. 1, *6—10*).

Термин «ариллус» был предложен K. Linnaeus (1751) как дополнительная оболочка семени. В таком понимании он используется до сих пор рядом исследователей (Имс, 1964; Тахтаджян, 1964; Corner, 1976, и др.). По мере изучения его стали употреблять и в узком смысле слова — как оболочку семени, возникающую из клеток фуникулуса (Gaertner, 1788; Richard, 1808). Затем ариллусы были разделены на истинные (фуникулярного происхождения) и ложные (иного происхождения) (Planchon, 1845).

Рис. 2. Ранние стадии развития семязачатка с ариллусом у *Unghadia speciosa* (по: Anisimova, Shamrov, 1997).

Обозначения те же, что и на рис. 1.


г
в и
н и
1
2
ар
ф о
и о
пс
пд
г
3

Ариллусы характеризуются значительным разнообразием, и вопросы их типизации обсуждаются до сих пор. Г. А. Комар (1965а, б, 1973, 1994) вслед за J. Planchon (1845) считает, что следует различать истинный ариллус (фуникулярного происхождения) и ариллоид (ложный ариллус — возникает из наружного интегумента и входит в состав семенной кожуры). Карункула и строфиоль — разновидности ариллоида. Однако признаки, положенные в основу разделения истинного ариллуса и ариллоида, не достаточно четки. По нашему мнению, отнесение строфиолей к ариллоидам вряд ли правомерно, так как они возникают за счет разрастания клеток фуникулярной области рафе, т. е. имеют фуникулярное происхождение, как и истинный ариллус. Кроме того, в настоящее время выделяются ариллодии, образования, возникающие в области рубчика в результате комбинации микропилярного ариллоида с ариллусом (Serrato-Vallenti et al., 1991). Истинную природу ариллусов можно выяснить только при исследовании генезиса структур семязачатка и семени (рис. 2, *1*—*3*). О необходимости детального изучения свидетельствуют взаимоисключающие представления различных авторов, определяющих одну и ту же структуру либо как ариллус, либо как ариллоид.

Еще H. Baillon (1876) предложил сохранить единый термин «ариллус», а разновидности ариллуса различать по их местоположению. Эта точка зрения поддерживается рядом современных исследователей (Pijl, 1982; Boesewinkel, Bouman, 1984, и др.). Различают следующие разновидности ариллуса: фуникулярные (хиларные), экзостомальные (карункулы, выросты апикальной части наружного интегумента), выросты халазальной части наружного интегумента и рафальные выросты (строфиоли). По мнению этих авторов, широкое распространение ариллусов как среди примитивных, так и продвинутых семейств, большое их морфологическое разнообразие позволяет считать, что они являются результатом полифилетической эволюции и служат в качестве приспособлений для диссеминации.

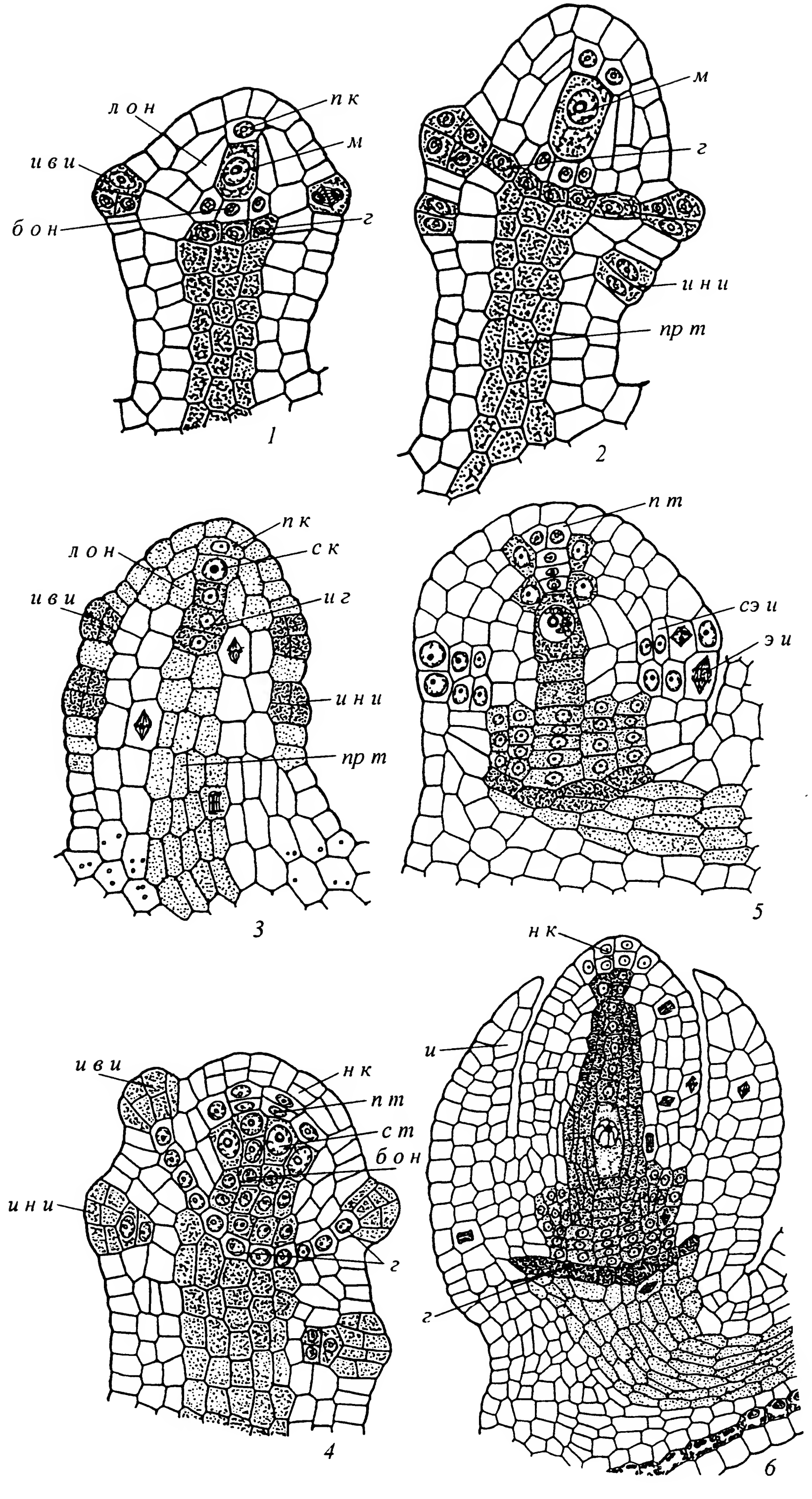
Формирование интегумента

В битегмальных семязачатках первым, как правило, развивается внутренний интегумент (рис. 3, *1*, *2*). Однако у отдельных таксонов сначала возникает наружный интегумент (*Euphorbiaceae* — Bor, Bouman, 1974) либо может происходить одновременная дифференциация обоих интегументов (*Magnoliaceae* — Kapil, Bhandari, 1964; *Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а, б; *Paeoniaceae* — Шамров, 1997б) (рис. 3, *3*, *4*).

Еще E. Warming (1878) установил, что интегументы могут возникать за счет делений клеток эпидермы либо субэпидермы примордия семязачатка. Было предложено различать интегументы дермального и субдермального происхождения (Bouman, 1971a, b, 1984, и др.). Внутренний интегумент почти всегда имеет эпидермальное происхождение, а наружный, так же как и единственный, либо эпидермальное, либо субэпидермальное. Существует ряд таксонов (*Begoniaceae*, *Datiscaceae*, *Lactoridaceae*, *Liliaceae*, *Mayacaceae*, *Orchidaceae*, *Oxalidaceae*, *Nympaeaceae*, *Tovariaceae*), у которых оба интегумента имеют эпидермальное происхождение (Bouman, 1971a, b; Tilton, Lersten, 1981; Boesewinkel, De Lange, 1983; Boesewinkel, 1984, 1985, 1990; Venturelli, Bouman, 1986; Шамров, Винтер, 1991; Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 1998, 1999а, б, 2001, 2002а).

Рис. 3 Инициация интегумента у *Ribes aureum* (*1*, *2* — по: Шамров, 1998), *Luzula pedemontana* (*3* — по: Шамров, Анисимова, 1993а), *Paeonia lactiflora* (*4* — по: Шамров, 1997б) и *Ceratophyllum demersum* (*5*, *6* — по: Шамров, 1997в).

б о н — базальная часть нуцеллуса, *и в и* — инициали внутреннего интегумента, *и г* — инициали гипостазы, *и н и* — инициали наружного интегумента, *л о н* — латеральная область нуцеллуса, *м* — мегаспороцит, *пр т* — прокамбиальный тяж, *п к* — парietальная клетка, *п т* — париетальная ткань, *с к* — спорогенная клетка, *с т* — спорогенная ткань, *сэ и* — субэпидермальные инициали, *э и* — эпидермальные инициали. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.


л о н
п к
м
и в и
б о н
г
1
м
г
и н и
пр т
2
п к
л о н
с к
и в и
и г
и н и
пр т
3
п т
сэ и
э и
5
и в и
н к
п т
с т
б о н
и н и
г
4
н к
и
г
6

Интегументы закладываются в виде кольцевидных валиков, что уже хорошо видно из первых иллюстраций по генезису семязачатка (Mirbel, 1829). Наши исследования свидетельствуют о том, что заложению интегумента в виде кольцевидного валика предшествуют интенсивные антиклинальные деления эпидермальных клеток примордия семязачатка. Возникают вытянутые в радиальном направлении клетки, часть которых становится инициалями, при этом их размеры, в том числе и ядер, увеличиваются. В случае дермального происхождения они делятся периклинально или наклонными перегородками, отделяя терминальные инициали (термин ввела Roth, 1957). В интегументах субдермального происхождения периклинальные деления отмечаются только в клетках субэпидермы (рис. 3, *1—6*).

На первых стадиях развития рост интегумента у многих растений происходит главным образом за счет периклинальных делений клеток в апикальной части или за счет наклонных делений терминальных инициалей и их производных (дермальные интегументы), или периклинальных делений субэпидермальных инициалей и их производных (субдермальные интегументы). Одновременно с ними деления клеток отмечаются по всей длине растущего интегумента. Постепенно деления смещаются к его середине (в апикальной части они наблюдаются лишь в случае формирования оперкулума), при этом в базальной части рост интегумента осуществляется преимущественно за счет растяжения клеток.

На основании анализа литературных и собственных данных была предложена классификация способов формирования интегумента (Шамров, 1997а, 1999б; Shamrov, 2000b). Она включает 3 типа (дермальный, субдермальный и дермально-субдермальный), выделенные на основании положения инициалей интегумента в определенном слое примордия семязачатка. В типах различаются вариации (для избежания путаницы считаем целесообразным изменить буквенные названия вариаций на римские цифры) на основании комплекса критериев: 1) число инициалей, 2) последовательность их делений и характер заложения клеточных перегородок на первых стадиях развития, 3) доля участия инициалей в образовании различных слоев.

Дермальный тип — интегумент формируется за счет эпидермальных инициалей (рис. 4). **Вариация I** (=Вариация А) — инициали в 4 слоя, периклинальные и наклонные деления которых на ранних стадиях формируют многослойный интегумент (внутренний интегумент в сем. *Paeoniaceae* — Шамров, 1997б) ((рис. 3, *4*; табл. I, *1*, 2). **Вариация II** (=Вариация Б) — инициали в 2 слоя делятся периклинально, и затем путем многократных поперечных делений формируется 2-слойный интегумент (*Datiscaceae*, *Menispermaceae*, *Polygalaceae*, *Rosaceae*, *Solanaceae* и др.). Увеличение числа слоев и образование многослойного интегумента могут происходить за счет периклинальных делений клеток эпидермы (*Lactoridaceae* — Bouman, 1971b, *Gentianaceae*, *Nymphaeaceae*, некоторые *Juncaceae*, *Luzula pedemontana* — Шамров, 1990, 1998, Шамров, Анисимова, 1993а) (рис. 3, *1—3*; табл. II, *1—4*). **Вариация III** (=вариация В) — инициали в один слой; каждая клетка делится периклинально, отделяя терминальную инициаль; в нижней клетке происходит продольное деление, и интегумент становится 2-слойным в основании; затем наклонно многократно делится терминальная инициаль (*Gagea stipitata*, *Liliaceae* — Шамров, 1999а). У некоторых растений первые периклинальные деления инициалей являются дифференцирующими: наружные клетки становятся инициалями интегумента, а внутренние — латеральными инициалями гипостазы; каждая инициальная клетка интегумента наклонной перегородкой отделяет терминальную инициаль, которая многократно делится (*Lilium tigrinum*, *Liliaceae* — Bouman, 1971а; *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Orchidaceae* — Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 2001).

У *Capsella bursa-pastoris* из сем. *Brassicaceae* развитие интегументов в рамках дермального типа имеет некоторую специфику. Начальные стадии подробно изучены L. Roth (1957). Ею было показано, что при наличии 2-слойной инициальной зоны формирование исходно 2-слойных интегументов происходит за счет бифациального ритма клеточных делений терминальной инициали, занимающей верхушку интегумента. Полученные нами данные (Шамров, 2002а) согласуются с этими данными.

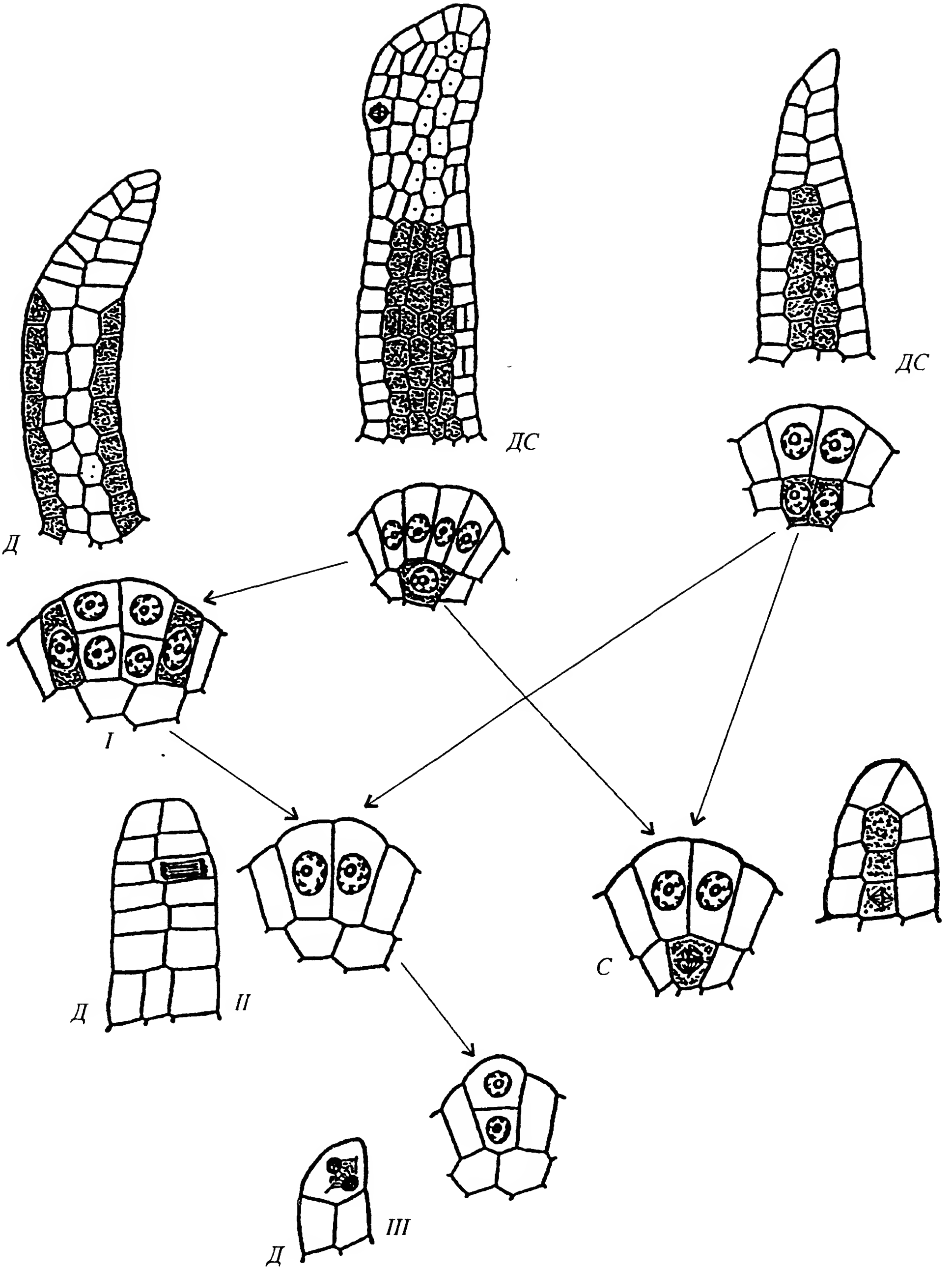


Рис. 4. Типы формирования и возможные направления эволюции интегумента различного происхождения. *Д* — дермальный, *С* — субдермальный и *ДС* — дермально-субдермальный типы; *I—III* — вариации дермального типа.

Однако, по нашему мнению, нельзя характеризовать специфику развития базальной части интегументов как интеркалярный рост. Деления происходят по всей длине интегумента во время своеобразного «покоя», когда терминальная инициальная клетка не делится. Только в одних случаях рост осуществляется за счет делений клеток, производных терминальной инициали (средняя часть интегумента), а в других — за счет делений клеток, оставшихся в основании исходно 2-слойной зоны (базальная часть интегумента). Таким образом, хотя у *C. bursa-pastoris* инициальная зона исходно 2-слойная, весь генезис напоминает ход развития интегумента по схеме Вариации III. Только в этом случае двуслойность в базальной части интегумента создается не исходно, а после первого деления нижней инициальной клетки.

Субдермальный тип — интегумент возникает за счет субэпидермальных инициалей (рис. 4). Инициали в 1—2 слоя делятся периклинально, а клетки эпидермы — антиклинально (интегумент в унитегмальном и наружный интегумент в битегмальном семязачатке *Cucurbitaceae*, *Magnoliaceae*, *Ranunculaceae*, некоторые *Brassicaceae* и др.). Многослойность интегумента создается за счет периклинальных делений клеток среднего слоя субдермального происхождения либо реже клеток наружной (*Cucurbitaceae*) или внутренней (*Magnoliaceae*) эпидермы.

Дермально-субдермальный тип — интегумент характеризуется двойственным происхождением и формируется за счет эпидермальных и субэпидермальных инициалей (рис. 4). Инициали могут располагаться в 2 (*Ceratophyllum demersum*) или 3—4 (*Paeonia lactiflora*) слоя, клетки которых за счет периклинальных делений субэпидермальных инициалей образуют паренхиму, а эпидермальных (с отделением терминальных инициальных клеток) — микропилярную часть и эпидермальные слои в средней и халазальной частях интегумента (Шамров, 1997б, в) (рис. 3, *5*, *6*; табл. I, *3*). Еще более усложненным вариантом является, вероятно, способ формирования единственного интегумента у *Phyllostylon rhamnoides* из сем. *Ulmaceae* (Dottori, 1991).

Строение интегумента и специализация его тканей

Как известно, интегументы состоят из двух и более слоев клеток. В многослойных интегументах различают эпидерму и паренхиму.

Эпидерма интегумента — поверхностный слой клеток интегумента семязачатка (Шамров, 1994б).

Клетки эпидермы на ранних стадиях развития, как правило, небольших размеров, изодиаметрические, тонкостенные, с ядром в центральном положении. Согласно ультраструктурным исследованиям, у *Calendula officinalis* (сем. *Asteraceae*) они характеризуются признаками меристематических клеток: наличие мелких вакуолей, плотной гиалоплазмы с многочисленными рибосомами и слабое развитие ЭР (Васильев, Плиско, 1971; Плиско, 1971). К стадии образования зародышевого мешка клетки эпидермы увеличиваются в размерах, вакуолизируются, при этом ядро смещается к наружной тангентальной стенке. Специализация клеток эпидермы сопровождается исчезновением плазмодесм на внутренних тангентальных стенках. Плазмодесмы сохраняются на радиальных стенках и они более многочисленны в клетках наружного интегумента (Mogensen, 1973; Tilton, Mogensen, 1979; Wilms, 1980; Belyaeva, 1983, и др.).

Как было установлено, у *Glycine max* (сем. *Fabaceae*) и *Nelumbo nucifera* (сем. *Nelumbonaceae*) клетки наружного и внутреннего интегументов в сформированном семязачатке имеют общие ультраструктурные черты и сохраняют слабое развитие большинства органелл. Различия между интегументами заключаются в том, что клетки внутреннего интегумента менее вакуолизированные и характеризуются у *N. nucifera* бо́льшим числом свободных рибосом (Полюшкина, 1988, 1993; Чочиа, 1989). Однако у *Beta vulgaris* (сем. *Chenopodiaceae*) клетки обоих 2-слойных интегументов различаются ультраструктурными признаками. В клетках наружного интегумента хорошо развит ГЭР, много свободных рибосом, митохондрий и амилопластов, а в стенках выявляется интенсивная ШИК-положительная реакция. Клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента слабовакуолизированные, в них много митохондрий и мало пластид и диктиосом; в мелких вакуолях аккумулируются танины. Клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента — сильно вакуолизированные, в них мало митохондрий и они первыми разрушаются после оплодотворения (Olesen, Bruun, 1990).

У ряда таксонов (*Plantaginaceae*, *Polemoniaceae*) после оплодотворения происходит сильное увеличение размеров клеток эпидермы (у *Plantago ovata* в 60—80 раз). Рост клеток осуществляется за счет утончения клеточных оболочек у *P. ovata* (Hyde, 1970) либо путем выпрямления их наружных и радиальных стенок у *Polemonium caeruleum* (Жукова, 1987). Это сопровождается увеличением размеров ядра и ядрышка и изменением в распределении органелл.

По мере развития клетки наружной эпидермы часто приобретают утолщения оболочек и могут вытягиваться в тангентальном (*Begoniaceae*, *Datiscaceae*, *Gentianaceae*) (рис. 5, *3*) либо радиальном (*Grossulariaceae*, *Solanaceae*) направлении, принимая вид столбчатой ткани. У большинства растений они сохраняются и входят в состав семенной кожуры. В наружном интегументе некоторых растений (*Amaryllidaceae*, *Liliaceae*) имеются устьица (Петрова, 1977).

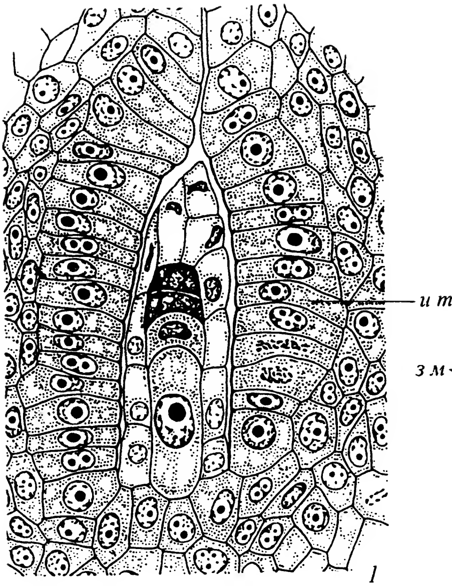
Клетки эпидермы интегумента (или интегументов) покрыты кутикулярной пленкой. При тесном соприкосновении интегументов друг с другом или с нуцеллусом кутикулярные пленки могут сближаться, образуя неоднородную по строению кутикулу, сохраняющуюся в зрелом семени. В клетках эпидермы могут накапливаться различные вещества: крахмал, танины, кристаллы кремния и оксалата кальция.

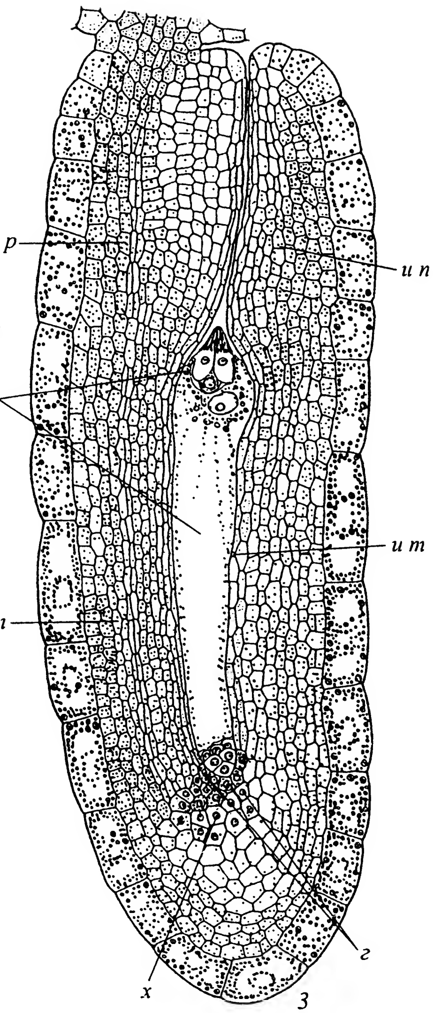
Интегументальный, тапетум или эндотелий — часть эпидермальной ткани интегумента со стороны зародышевого мешка (рис. 5, *1—5*). Термин ввел B. Palm (1915). Эта структура была описана сначала как выстилающий слой (фр. couche de revêtement — Warming, 1878; шведск. Mantellager, нем. Mantelschicht — Jonsson, 1879—1880) или тапетум (лат. tapetum — Goebel, 1898—1901). Существуют и другие синонимы: эпителий (Goldfus, 1899), эндодермис (Magnus, 1913). Наибольшее распространение в современной литературе получил термин «эндотелий», введенный Schwere (1896).

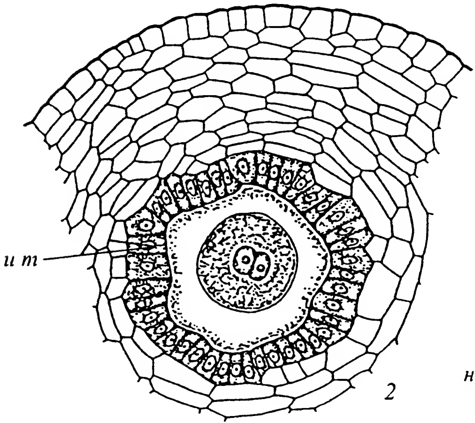
Интегументальный тапетум формируется, как правило, в тенуинуцеллятных семязачатках: обычно унитегмальных (большинство спайнолепестных), реже битегмальных (из внутреннего интегумента, например, *Balsaminaceae* — Takao, 1968; *Fouquieriaceae* — Mauritzon, 1936; *Primulaceae* — Subramanyam, Narayana, 1968; *Scytopetalaceae* — Vijayaraghavan, Dhar, 1976). Он обнаружен также в крассинуцеллятных семязачатках с эфемерным нуцеллусом: унитегмальных (*Alangiaceae* — Алимова, 1987а; *Davidiaceae* — Шевченко, Камелина, 1987; *Griseliniaceae* — Алимова, 1987б) или битегмальных (некоторые *Linaceae* — Никитичева, 1985). Формирование интегументального тапетума характерно главным образом для двудольных растений. Среди однодольных он был описан сначала в 7 семействах (*Alismataceae*, *Araceae*, *Arecaceae*, *Eriocaulaceae*, *Alstroemeriaceae*, *Liliaceae*, *Velloziaceae*), анализ данных по которым привел B. Swamy and K. Krishnamurthy (1970) к выводу об отсутствии интегументального тапетума у однодольных. Однако в дальнейшем его наличие вновь было констатировано для *Alstroemeriaceae* (Алимова, 1990а), *Arecaceae* (Kulkarni, Mahabale, 1974), *Araceae* (Коробова, Жинкина, 1990), *Velloziaceae* (Алимова, 1990б), а также *Iridaceae* (Шпильовий, 1980).

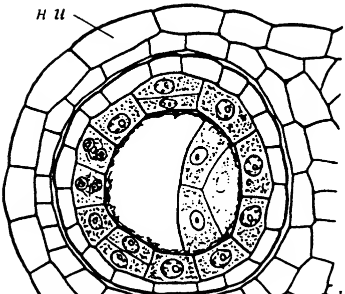
Эндотелий имеет ряд общих и специфических черт для каждого таксона (Kapil, Tiwari, 1978; Никитичева, Шамров, 1994). Он формируется из клеток внутренней эпидермы интегумента (позднее контактирует с зародышевым мешком) и представляет собой ткань секреторного типа (рис. 5, *1*, *2*). В редких случаях, когда эпидерма интегумента разрушается, эндотелий может дифференцироваться из субэпидермального слоя (например, у *Melampyrum* из сем. *Scrophulariaceae* — Arekal, 1963; Никитичева, 1979а).

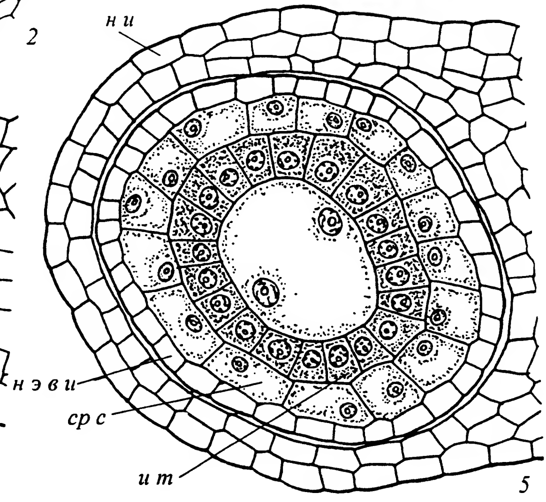
Дифференциация эндотелия происходит в период интенсивного роста интегумента: обычно в период мегаспорогенеза выявляется упорядоченность и однотипность его клеток. Сначала клетки изодиаметрические, в процессе развития их форма меняется: у большинства таксонов клетки вытягиваются перпендикулярно поверхности семени (рис. 5, *1*, *2*), у некоторых (*Bellis perennis* из сем. *Asteraceae* — Engell,


и т
1


р
и п
з м
и т
пр т
х
г
3


и т
2


н и
4


н и
н э в и
ср с
и т
5

Petersen, 1977; *Gentiana cruciata*, *Swertia iberica* из сем. *Gentianaceae* — Шамров, 1990; Shamrov, 1991, 1996) — параллельно поверхности семени; иногда клетки сохраняют изодиаметрическую форму (*Latraea* из сем. *Scrophulariaceae* — Никитичева, 1979а). Следует подчеркнуть, что в тех случаях, когда клетки эндотелия сохраняются и входят в состав семенной кожуры, они обычно после оплодотворения вытягиваются в тангенциальном направлении (например, *Volutarella ramosa* и *Helianthus annuus* из сем. *Asteraceae* — Newcomb, 1973a, b). В связи с этим формирование необычного тапетума у некоторых растений (*Asteraceae*, *Gentianaceae*) можно объяснить выпадением в процессе развития стадии таблитчатых клеток. У некоторых видов сем. *Scrophulariaceae* клетки однослойного интегументального тапетума становятся неоднородными: группа мелких клеток чередуется с более крупными клетками (*Verbascum* — Schmid, 1906; Никитичева, 1979а) либо в халазальной и микропилярной частях эндотелий образован мелкими клетками, а в центральной части — крупными клетками (*Torenia* — Iyengar, 1947). Подобное отмечено также у *Azorina vidalii* из сем. *Campanulaceae* (Шамров, Жинкина, 1994; Zhinkina, Shamrov, 1997).

У *Capsella bursa-pastoris* (Шамров, 2002а) обнаружен необычный способ формирования интегументального тапетума. Во время развития зародышевого мешка клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента начинают делиться периклинально (рис. 5, *4*), причем эти деления являются дифференцирующими: внутрь отделяются клетки бóльших размеров и с более крупным ядром (на поперечном срезе). В сформированном семязачатке внутренний слой внутреннего интегумента становится 2-слойным в границах зрелого зародышевого мешка. После оплодотворения этот процесс продолжается, и внутренний интегумент почти на всем протяжении становится 3-слойным. Один, внутренний, слой преобразуется в эндотелий, а другой — в средний слой. Клетки этих слоев, особенно на поперечном срезе, сильно различаются по строению: клетки эндотелия вытянуты преимущественно в радиальном направлении и имеют плотную цитоплазму, тогда как клетки среднего слоя — в тангенциальном направлении и сильно вакуолизированы (рис. 5, *5*). Структурные различия видны и на продольном срезе в различных частях семязачатка: более крупными выглядят клетки эндотелия, вытянутые тангенциально, а клетки среднего слоя характеризуются меньшими размерами и часто таблитчатой формой, кроме дорзального изгиба семязачатка, где они удлиненные и почти узкие. Эти факты напоминают поведение клеток париетальных слоев формирующейся стенки микроспорангия, когда заключительные деления приводят к образованию тапетума и среднего слоя (центростремительный, или тип однодольных), при этом судьба этих слоев поразительно схожа с таковой у *C. bursa-pastoris*.

По ультраструктурным признакам выделены 3 стадии развития интегументального тапетума (на примере *Calendula officinalis* — Васильев, Плиско, 1971). В период развития зародышевого мешка (1-я стадия) клетки эндотелия имеют палисадную форму, содержат мелкие вакуоли и обладают признаками меристематических клеток (слабое развитие ЭР, высокая плотность гиалоплазмы, обилие свободных рибосом). В период созревания зародышевого мешка (2-я стадия) клетки эндотелия несколько уплощаются вдоль его поверхности и характеризуются признаками дифференцирующихся клеток (исчезновение типичных вакуолей, уплотнение гиалоплазмы, развитие обильного ГЭР, активного аппарата Гольджи и обилие рибосом). Во время эмбриогенеза (3-я стадия) происходит растяжение клеток эндотелия в тангентальном направлении, что сопровождается сильной вакуолизацией и приобретением черт строения, характерных для дифференцированных паренхимных клеток. Сходные

Рис. 5. Строение интегументального тапетума у *Calendula officinalis* (*1* — по: Васильев, Плиско, 1971), *Halesia carolina* (*2* — по: Никитичева, Шамров, 1994), *Gentiana cruciata* (*3* — по: Шамров, 1990) и *Capsella bursa-pastoris* (*4*, *5* — по: Шамров, 2002а).

з м — зародышевый мешок, *и п* — интегументальная паренхима, *и т* — интегументальный тапетум, *н э в и* — наружная эпидерма внутреннего интегумента, *р* — рафе, *ср с* — средний слой, *х* — халаза. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

ультраструктурные изменения в клетках эндотелия в ходе развития семязачатка описаны и для других видов (Newcomb, 1973a, b; Жукова, 1987; Van Went, 1989, и др.).

Обычно эндотелий — однослойный, но у некоторых таксонов (*Asteraceae*, *Conopholis* из сем. *Orobanchaceae*, *Gentianaceae*) обнаружено его многослойное строение (Schnarf, 1929; Tiagi, 1965; Шамров, 1990) (рис. 5, *3*).

Наблюдаются вариации в протяженности интегументального тапетума вдоль зародышевого мешка у представителей разных семейств и в пределах одного семейства (*Asteraceae*, *Ericaceae*, *Gesneriaceae*, *Scrophulariaceae*). Обычно он развит по всей длине зародышевого мешка, но может окружать только центральную (*Linaria* из сем. *Scrophulariaceae* — Arekal, Raju, 1964), центральную и халазальную (некоторые *Ericaceae* — Якобсон, 1976; Anisimova, Shamrov, 2000), реже микропилярную часть (*Melampyrum* из сем. *Scrophulariaceae* — Tiagi, 1965; Никитичева, 1979а). Вероятно, что эти особенности эндотелия связаны с его функцией в развивающемся семени и формировались в тесной связи со строением эндосперма и его гаусториев (Никитичева, 1979б).

У *Azorina vidalii* из сем. *Campanulaceae* (Шамров, Жинкина, 1994; Zhinkina, Shamrov, 1997) эндотелий простирается вдоль почти всего постаменто-подиума и окружает примерно 2/3 зародышевого мешка — его верхняя граница находится на уровне вторичного ядра центральной клетки. Следует отметить, что первыми дегенерируют клетки халазального конца эндотелия.

Клетки эндотелия, как правило, одноядерные и лишь у отдельных таксонов они 2-ядерные (*Solanum melongena* из сем. *Solanaceae* — Souèges, 1907; *Ainsliaea aptera* из сем. *Asteraceae* — Kapil, Sethi, 1962) или многоядерные (*Balanites roxburghii* из сем. *Balanitaceae* — Nair, Jain, 1956), а иногда и полиплоидные (*Geranium phaeum* из сем.*Geraniaceae* — Nagl, 1962). Высокая плоидность ядер отмечена у *Pedicularis palustris* (Steffen, 1955).

Как показали ультраструктурные исследования, клетки интегументального тапетума связаны между собой многочисленными плазмодесмами, пронизывающими радиальные стенки, и таким образом весь слой интегументального тапетума образует единый симпласт (Vazart B., Vazart J., 1965; Васильев, Плиско, 1971; Van Went, 1989, и др.). В тангентальных стенках со стороны интегументальной паренхимы плазмодесм меньше, а со стороны зародышевого мешка они не обнаружены.

На поверхности клеток эндотелия образуется слой кутикулы, первоначально сплошной, а ко времени созревания зародышевого мешка — прерывистый. В процессе развития семени тангенциальные и радиальные стенки клеток эндотелия могут приобретать вторичные утолщения разного состава. Обычно наиболее утолщены тангенциальные стенки, граничащие с зародышевым мешком, которые у *Impatiens walleriana* (Van Went, 1989) пропитаны электронно-плотным веществом, возможно спорополленином. У некоторых растений (*Vicia*, *Lathyrus* из сем. *Fabaceae*) клетки эндотелия характеризуются признаками передаточных клеток, о чем свидетельствует наличие выростов тангенциальных клеточных стенок (Gunning, Pate, 1974). Обнаружено, что у *Petunia hybrida* (Esser, 1963) опыление стимулирует отложение в оболочках клеток интегументального тапетума каллозы, которая исчезает после оплодотворения. У *Impatiens* каллоза сопровождает процесс дегенерации клеток эндотелия и выявляется в виде слоя, покрывающего эндосперм (Van Went, 1989).

У многих видов *Datura* (сем. *Solanaceae*) при несовместимых скрещиваниях происходит пролиферация клеток эндотелия, что приводит в дальнейшем к гибели гибридных зародышей (соматопластическая стерильность) и абортированию семян (Satina et al., 1950; Rappaport et al., 1950; Батыгина, 1974; Kapil, Tiwari, 1977). Было обнаружено, что в разросшихся клетках эндотелия накапливаются вещества, являющиеся ингибиторами роста (Rietsema et al., 1954).

Гистохимические исследования выявили в клетках эндотелия углеводы (часто в виде крахмала), липиды, а также физиологически-активные вещества: аскорбиновую кислоту и некоторые ферменты (эстераза, пероксидаза) (Цингер, 1958; Van Went, 1989; Шамров, 1990).

На основании комплексных исследований морфологии, ультраструктуры и гистохимии интегументального тапетума установлено, что эта ткань имеет высокую физиологическую активность. Обычно ее формирование начинается на заключительных стадиях мегаспорогенеза, а функционирование сопряжено с завершением развития зародышевого мешка.

Однако у *Paeonia lactiflora* (Шамров, 1997б) интегументальный тапетум возникает из клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента в период созревания зародышевого мешка и характеризуется непродолжительным периодом существования. Максимум его функциональной активности приходится на период зиготогенеза, когда в семязачатке происходят интенсивные процессы деструкции клеток в микропилярной зоне нуцеллуса. В дальнейшем клетки эндотелия сильно вытягиваются в продольном направлении и практически перестают отличаться от других клеток внутреннего интегумента. Следует отметить, что ранее у ряда видов *Paeonia* было отмечено преобразование внутреннего слоя внутреннего интегумента в «Mantelgewebe» (что можно рассматривать как эндотелий) (Kumazawa, 1938). Подобное можно предположить, анализируя иллюстрации, приведенные в работах по *P. anomala* и *P. wittmanniana* (Яковлев, Иоффе, 1957; Yakovlev, Yoffe, 1957).

Высказано несколько гипотез о функциях интегументального тапетума. Согласно гипотезе о секреторной функции, клетки вырабатывают гидролитические ферменты, которые разрушают и «переваривают» клетки паренхимы интегумента (Guignard, 1893; Goebel, 1933; Цингер, 1958, и др.). Продукты гидролиза, как считают большинство исследователей, поступают в зародышевый мешок. Одни авторы предполагают, что вещества поступают в зародышевый мешок непосредственно из интегументального тапетума через смежные поверхности. Другими авторами эндотелий рассматривается как барьер для прямого транспорта веществ. Метаболизированные вещества поступают по эндотелию в халазальную область семязачатка, а оттуда — через специализированные ткани — в зародышевый мешок. Мы полагаем, что продукты секреции (вещества белковой природы), а также продукты неполного гидролиза различных полисахаридов поступают из эндотелия в гипостазу, а затем в зародышевый мешок (Шамров, 1990; Shamrov, 1991, 2000a). У некоторых растений, например у *Calendula officinalis*, секреторными клетками являются клетки внутренней зоны паренхимы интегумента. Однако считается, что при этом синтез и секреция слизи могут индуцироваться веществами, выделяемыми клетками эндотелия (Плиско, Комар, 1980).

Существует точка зрения, что эндотелий из-за наличия кутикулы действует как барьер, препятствующий передвижению веществ между зародышевым мешком (или эндоспермом) и интегументом (Плиско, 1971; Никитичева, 1979а). Высказано также мнение, что эндотелий определяет аллометрический рост зародышевого мешка и интегумента (Svensson, 1925, 1926; Васильев, Плиско, 1971; Kapil, Tiwari, 1978). Но, вероятно, это его неспецифическая функция, так как таковой рост происходит и в семязачатках, где эндотелий отсутствует. Кроме того, у *Impatiens* (Van Went, 1989) была показана независимость развития эндотелия от развития зародышевого мешка.

В тех случаях, когда эндотелий или его остатки в виде клеточных стенок сохраняется в созревающем семени (некоторые виды *Asteraceae*, *Linaceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae* и др.), он, возможно, выполняет защитную функцию по отношению к эндосперму и зародышу. В целом же интегументальный тапетум, по-видимому, является полифункциональной структурой и его деятельность различна в периоды развития семязачатка и семени. Подобное суждение высказывали ранее в литературе (Iyengar, 1947; Kapil, Tiwari, 1978; Плиско, Комар, 1980).

Эволюционные преобразования эндотелия тесно связаны с преобразованием всего семязачатка, например с редукцией нуцеллуса. Поскольку он дифференцируется главным образом в тенуинуцеллятных и унитегмальных семязачатках, его специализация в интегументе отражает более высокий уровень их организации.

Паренхима интегумента — паренхимная ткань, находящаяся под эпидермой многослойного интегумента (Шамров, 1994в).

В зависимости от степени развития интегумента паренхима интегумента может иметь в своем составе от 1 до 20 и более слоев клеток. 1—2 слоя обнаружены у представителей сем. *Gesneriaceae* (Алимова, Яковлев, 1982), 4—7 — *Linaceae* (Никитичева, 1985), 10 и более слоев — *Bignoniaceae* (Фрайберг, 1987).

Согласно ультраструктурным исследованиям, клетки паренхимы интегумента, как и эпидермального слоя, на ранних стадиях развития характеризуются признаками меристематических клеток. В период формирования зародышевого мешка происходит их специализация. В них могут накапливаться полисахариды, белки, липиды (Цингер, 1958; Mogensen, 1973; Newcomb, 1973a, b; Wilms, 1980; Van Went, 1989; Шамров, 1990, и др.). В паренхиме интегумента у некоторых таксонов (*Asteraceae*, *Valerianaceae*) клетки внутренних слоев, примыкающих к эндотелию, синтезируют и секретируют слизистые вещества. Это сопровождается активизацией аппарата Гольджи, вакуолизацией цитоплазмы, исчезновением крахмала и постепенной дегенерацией протопласта (Васильев, Плиско, 1971; Камелина, Жукова, 1987). Клетки паренхимы могут отличаться по ультраструктуре от клеток эпидермы. Например, у представителей сем. *Polemoniaceae* их хлоропласты в 2—3 раза крупнее, содержат крахмал и имеют более развитую систему тилакоидов (Жукова, 1987). У *Heliophila amplexicaulus* из сем. *Brassicaceae* (Родионова, 1972, 1983, 1992) в паренхиме интегумента отмечено уникальное явление — образование крупных многоядерных клеток, выполняющих, вероятно, трофическую функцию. У многих таксонов в процессе развития семени клетки паренхимы частично или полностью разрушаются.

Микропиле — канал, образованный на верхушке семязачатка одним или обоими интегументами, для прохождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Синоним: пыльцевход.

Термин «микропиле» предложил P. Turpin (1806), хотя первое описание было сделано N. Grew (1672). Было установлено, что в семязачатке большинства цветковых растений в каждой мембране (интегументе) имеется свое собственное отверстие для прохождения «оплодотворяющей жидкости». Эти отверстия были названы «экзостом» (греч. exo — снаружи и stoma — устье, рот) и «эндостом» (греч. endon — внутри) (Mirbel, 1829).

Таким образом, в битегмальных семязачатках микропиле может быть образовано только одним интегументом (рис. 6, *1*, *2*) (обычно внутренним, например, в сем. *Didieraceae* у *Didiereamadagascariensis* — Rauh, Scholch, 1965) или обоими (рис. 6, *3*) (экзо- и эндостом — например, в сем. *Flacourtiaceae* у *Arechavaletaria uruguayensis* — Ventura, 1938). В зависимости от толщины и строения интегументов в апикальной части микропиле может быть коротким или длинным, прямым или зигзагообразным, иметь У-образную форму (рис. 6, *1—3*).

Клетки, выстилающие микропилярный канал, имеют форму волосков у *Calycanthus occidentalis* (Камелина, 1981) или вид сосочков у *Canna tuerckkheimii* (Grootjen, Bouman, 1988). Они характеризуются признаками передаточных клеток, что связано с выполнением ими функции проведения пыльцевой трубки к зародышевому мешку.

У некоторых растений (виды *Magnolia* — Corner, 1976) массивная эндотеста формирует вокруг халазы трубку, ткани которой засыхают и образуют **гетеропиле**, или ложное микропиле.

Микропилярный воротничок (лат. collare micropylare) — кольцевидная структура в апикальной части наружного интегумента (Шамров, 1994д). Термин ввел J. Humphrey (1896).

Микропилярный воротничок обнаружен только у однодольных растений, относящихся к порядкам *Commelinales* и *Zingiberales*. Он дифференцируется в семязачатке перед оплодотворением. Периклинальные деления клеток и локальное увеличение числа слоев паренхимы наружного интегумента приводят к образованию кольцевидной структуры, определяющей своеобразную форму микропилярного конца семязачатка и семени. В области микропилярного воротничка внутренний интегумент и нуцеллус формируют складки (рис. 6, *1*) (Mauritzon, 1936; Maheshwari, Baldev, 1958; Chikkannaiah, 1962; Grootjen, Bouman, 1981; Grootjen, 1983; Камелина, 1990).

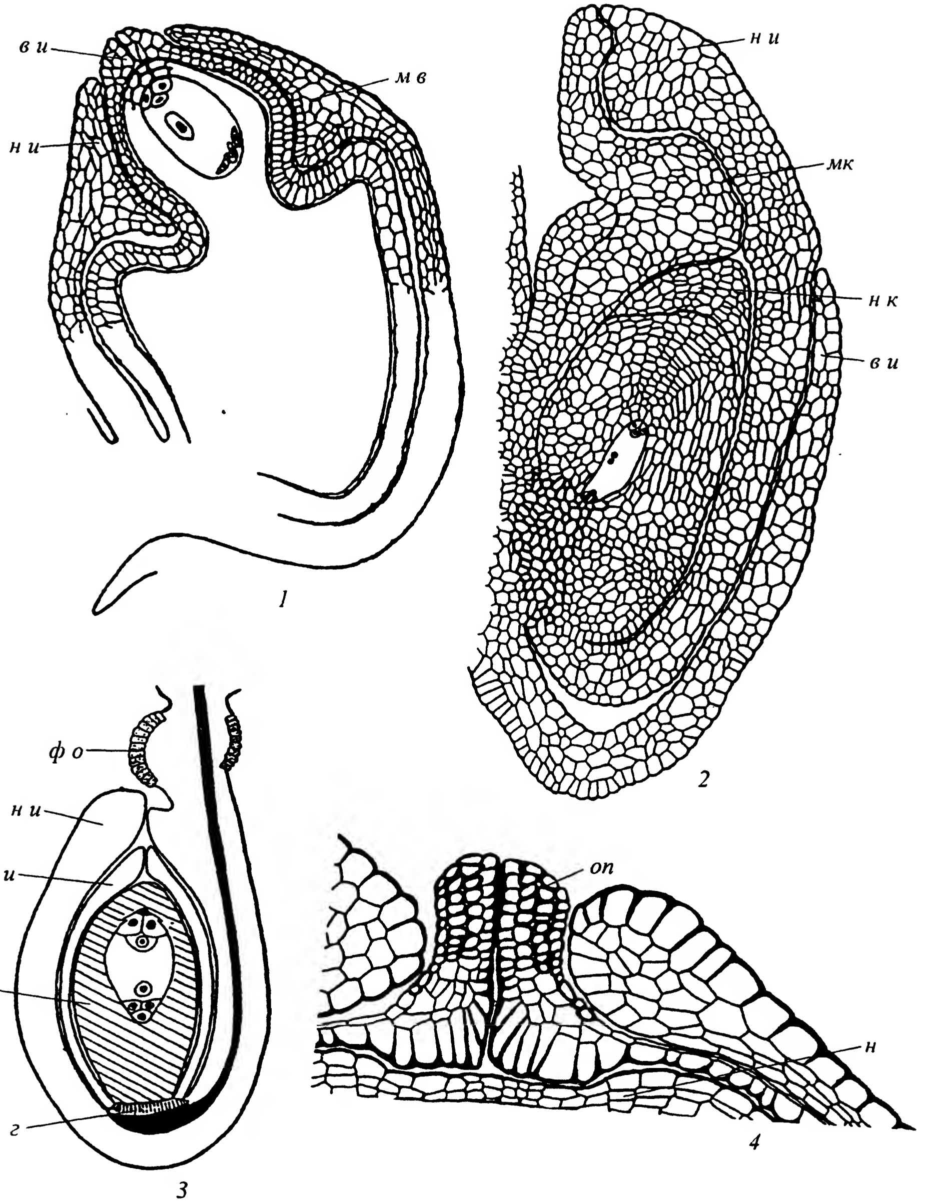


Рис. 6. Специфические структуры семязачатка.

1 — микропилярный воротничок у *Triantia fugas* (по: Chikkannaiah, 1962); *2* — семязачаток с зигзагообразным эндостомом у *Brucea amarissima* (по: Nair, Sukumaran, 1960); *3* — семязачаток с прямым микропиле, образованным экзо- и эндостомом у *Ribes aureum* (по: Шамров, 1998); *4* — оперкулум у *Nuphar lutea* (по: Шамров, 1998). *мк* — микропиле, *м в* — микропилярный воротничок, *оп* — оперкулум. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3, 5.

Микропилярный воротничок сохраняется в зрелом семени, при этом клеточные оболочки его внутреннего слоя могут окремневать. Развиваясь часто с оперкулумом, он образует массивную механическую ткань семенной кожуры, обеспечивая дополнительную защиту микропилярного района семени и облегчая процесс прорастания (Boesewinkel, Bouman, 1984).

Оперкулум (лат. operculum) — структура в виде крышечки, образующаяся из клеток апикальной части внутреннего интегумента (Шамров, 1994г). Термин предложил F. Hegelmaier (1868), хотя описание оперкулума было сделано ранее (Gaertner, 1788).

Вопросы генезиса оперкулума долго обсуждались в литературе. Было высказано предположение, что он образуется частично внутренним, а частично наружным интегументами (Caldwell, 1899). Детальные исследования, проведенные по изучению оперкулума у представителей сем. *Lemnaceae* (Maheshwari, 1954, 1956), подтвердили точку зрения Hegelmaier (1868) о том, что оперкулум является специализированной тканью внутреннего интегумента. Именно в таком понимании термин «оперкулум» был использован в издании «Сравнительная эмбриология цветковых растений» (Яковлев, 1981). Вероятно, следует отказаться от широкого толкования этого термина в литературе по анатомии семян, где под названием «зародышевая» или «семенная крышечка» (эмбриотега, эмбриостега, эмбриотегий, эмбриостегий) рассматриваются структуры различного происхождения, расположенные в виде крышечки над корневым полюсом зародыша (Boesewinkel, Bouman, 1984; Данилова, Кирпичников, 1985, и др.).

Оперкулум обнаружен как у однодольных (*Costaceae*, *Lemnaceae*, *Liliaceae*, *Marantaceae*, *Zosteraceae* и др.), так и двудольных (*Grossulariaceae*, *Haloragaceae*, *Nymphaeaceae*, *Paeoniaceae*, *Penaeaceae* и др.), причем у однодольных (например, в пор. *Zingiberales*) он часто формируется одновременно с микропилярным воротничком.

Оперкулум начинает формироваться во время развития зародышевого мешка и его образованию предшествует, как правило, увеличение числа слоев клеток в апикальной части внутреннего интегумента. В дальнейшем клетки эпидермы с наружной (*Costaceae* — Panchaksharappa, 1962; *Lemnaceae* — Kapil, Vasil, 1963; *Grossulariaceae* — Шамров, 1998) либо с внутренней (*Cabombaceae*, *Juncaceae*, *Liliaceae*, *Nymphaeaceae* — Шамров, 1998, 1999a; Yamada et al., 2001) стороны сильно увеличиваются в размерах, особенно в радиальном направлении. В оперкулум трансформируется вся апикальная часть внутреннего интегумента (рис. 6, *4*) (*Lemnaceae* — Kapil, Vasil, 1963; *Grossulariaceae*, *Nymphaeaceae* — Шамров, 1998) или только ее отдельные слои (*Zosteraceae* — Терехин, Шибакина, 1985), при этом клеточные оболочки утолщаются, а нижележащие клетки интегумента постепенно сдавливаются и образуют кутикулярную пленку. Максимального развития оперкулум достигает в зрелом семени, выполняя функцию защиты микропилярного района семени и зародышевого корня и способствуя прорастанию.

Эволюционные аспекты развития и строения интегумента

Вопросы эволюции интегумента широко обсуждаются в литературе. Интегумент гомологизировали с листовыми органами вегетативной почки, видоизмененными частями листа, с индузиями папоротников (см. Worsdel, 1904), или даже рассматривали как структуру, возникшую de novo (Meeuse, 1964a). К настоящему времени существует несколько гипотез (теорий), объясняющих происхождения семязачатка, в том числе и интегумента, которые могут быть рассмотрены не как альтернативные, а как равноправные, поскольку становление семязачатка у разных таксонов цветковых растений могло происходить независимыми путями: синангиальная и теломная теории, концепция модификации нуцеллуса, теория двойного интегумента. Согласно синангиальной гипотезе (Benson, 1904; Meeuse, 1964a, b), семязачаток возник из соруса, в котором один центральный спорангий стал постепенно нуцеллусом, а окружающие спорангии становились стерильными и объединялись, образуя интегумент, т. е. интегумент имеет спорангиальное происхождение. Сторонники теломной теории (Van Haan, 1920; Walton, 1952; Long, 1966) утверждают, что интегумент возник из стеблевых осей (англ. stem trusses), или теломов, которые окружали центральный мегаспорангий — нуцеллус. Основным постулатом концепции модификации нуцеллуса (Andrews, 1961) является то, что интегумент возник из периферической ткани мегаспорангия. Согласно Walton (1953), наличие проводящей системы в периферической области нуцеллуса следует интерпретировать как «слияние» интегумента с нуцеллусом. Исходя из теории двойного интегумента (Camp, Hubbard, 1963), первые палеозойские семязачатки имели два сросшихся интегумента, возникших из стерильных, дихотомически ветвящихся теломов (пучков веточек), охватывающих терминальный мегаспорангий, или нуцеллус. Внутренние круги теломов постепенно сливались с нуцеллусом. Различия между этими гипотезами касаются главным образом происхождения интегумента. Но ни одна из гипотез не гомологизирует интегумент с фертильными структурами. Была предложена новая концепция, согласно которой по меньшей мере часть слившихся интегументальных теломов были когда-то фертильными (Herr, 1995, 2000). У *Paeonia lactiflora* нами было установлено, что формирование наружного интегумента характеризуется сочетанием особенностей развития двух интегументов дермального и субдермального происхождения, а внутреннего — двух интегументов дермального происхождения, т. е. становление обоих интегументов происходило в соответствии с теорией двойного интегумента.

Наличие в семязачатке двух интегументов считается примитивным признаком. Эволюционный переход от би- к унитегмальности происходил, вероятно, многократно в самых разных ветвях покрытосеменных растений (Имс, 1964; Тахтаджян, 1948, 1964; Bouman, 1984, и др.). По мнению R. Dahlgren (1975, 1980), возникновение унитегмальных семязачатков происходило разными путями в виде нескольких независимых эволюционных линий. W. Philipson (1974, 1977) считает, что среди двудольных существуют по меньшей мере 2 главные линии эволюции унитегмальных семязачатков — одна касается комплекса *Celastrales—Ericales—Cornales—Escalloniales—Araliales*, а другая — комплекса *Dilleniales—Theales*.

В некоторых семействах (*Fagaceae*, *Monimiaceae*, *Piperaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*) встречаются представители как с одним, так и с двумя интегументами. Единственный интегумент, как правило, более массивный, чем интегументы в битегмальных семязачатках. В течение длительного времени предполагали, что возникновение единственного интегумента происходило двумя путями: 1) утрата одного из интегументов в результате задержки или полного подавления его развития (рис. 7, *1*, *2*; 8, *1*) (некоторые *Hydnoraceae*, *Piperaceae*, *Rafflesiaceae*, *Rutaceae*), 2) конгенитальное срастание зачатков двух интегументов в одну общую структуру (рис. 7, *3*) (Coulter, Chamberlain, 1903; Тахтаджян, 1948, 1964; Maheshwari, 1950; Имс, 1964, и др.).

Подробные исследования, проведенные рядом авторов (Boesewinkel, Bouman, 1967; Bouman, 1971a, b, 1974, 1975, 1978, 1984; Bouman, Calis, 1977; Boesewinkel, Bouman, 1978; Bouman, Schrier, 1979, и др.), позволили не только расширить список видов, у которых наблюдается переход от би- к унитегмальности, но и объяснить природу конгенитального срастания. Оно осуществляется в том случае, если оба интегумента имеют одинаковое происхождение (рис. 7, *3*) (*Anacardiaceae*, некоторые *Balsaminaceae*). Кроме того, был предложен еще один путь становления единственного интегумента — смещение инициалей интегументов в процессе развития (англ. integumentary shifting). Единственный интегумент возникает в результате смещения и постепенной элиминации зачатка внутреннего интегумента дермального происхождения в тех семязачатках, где наружный интегумент имеет субдермальное происхождение (Bouman, Calis, 1977) (рис. 7, *4*) (некоторые *Juglandaceae*, *Ranunculaceae*, *Rutaceae*; обнаружен также в сем. *Ulmaceae* — Dottori, 1991) либо зачатка наружного интегумента, когда оба интегумента имеют эпидермальное происхождение (виды *Impatiens* из сем. *Balsaminaceae* — Boesewinkel, Bouman, 1991; Boesewinkel, 1992).

У *Gentiana cruciata* и *Swertia iberica* из сем. *Gentianaceae* нами было обнаружено, что единственный интегумент в их семязачатках имеет дермальное происхождение (Шамров, 1990; Shamrov, 1991). У обоих видов инициальная зона интегумента сначала однослойная, а затем инициали располагаются в два слоя (рис. 8, 2; табл. III, *1*, *2*). У *G. cruciata* интегумент развивается сначала как двуслойный, а затем в

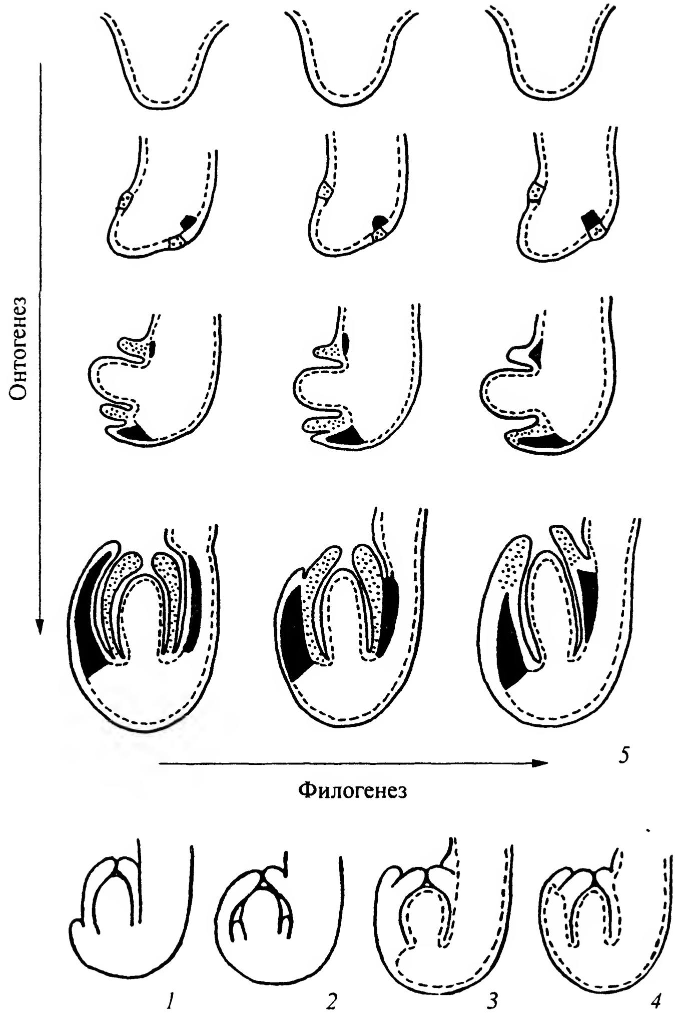


Рис. 7. Возможные пути перехода от би- к унитегмальности.

1,2 — редукция наружного (*1*) или внутреннего (*2*) интегумента в битегмальном семязачатке; *3* — конгенитальное срастание зачатков двух интегументов эпидермального происхождения в одну структуру; *4* — смещение инициалей и элиминация зачатка внутреннего интегумента эпидермального происхождения в семязачатке, наружный интегумент которого возникает за счет субдермальных инициалей (*1—4* — по: Bouman, 1984); *5* — сближение инициалей двух интегументов различного происхождения с образованием единственного интегумента (по: Шамров, 1999б).

результате периклинальных делений клеток обоих слоев он становится многослойным. У этого же вида ранее были описаны периклинальные деления субэпидермальных клеток на дорзальной стороне семязачатка, которые интерпретировались как начальные стадии формирования второго интегумента субдермального происхождения при постепенной элиминации последнего в ходе эволюции (Bouman, Schrier, 1979). Однако подобные деления происходят в семязачатке уже в начале мейоза и их интенсивность возрастает к стадии 4-ядерного зародышевого мешка, когда интегумент почти уже сформирован. Эти деления не имеют никакого отношения к образованию интегумента, а инициируют возникновение наружной области халазы (Shamrov, 1996). Подобные картины наблюдались нами и у других видов цветковых растений как с одним, так и с двумя интегументами. Следует отметить, что еще Warming (1878) обратил внимание на эти деления на дорзальной стороне семязачатка и считал, что они связаны с его поворотом в анатропное положение.

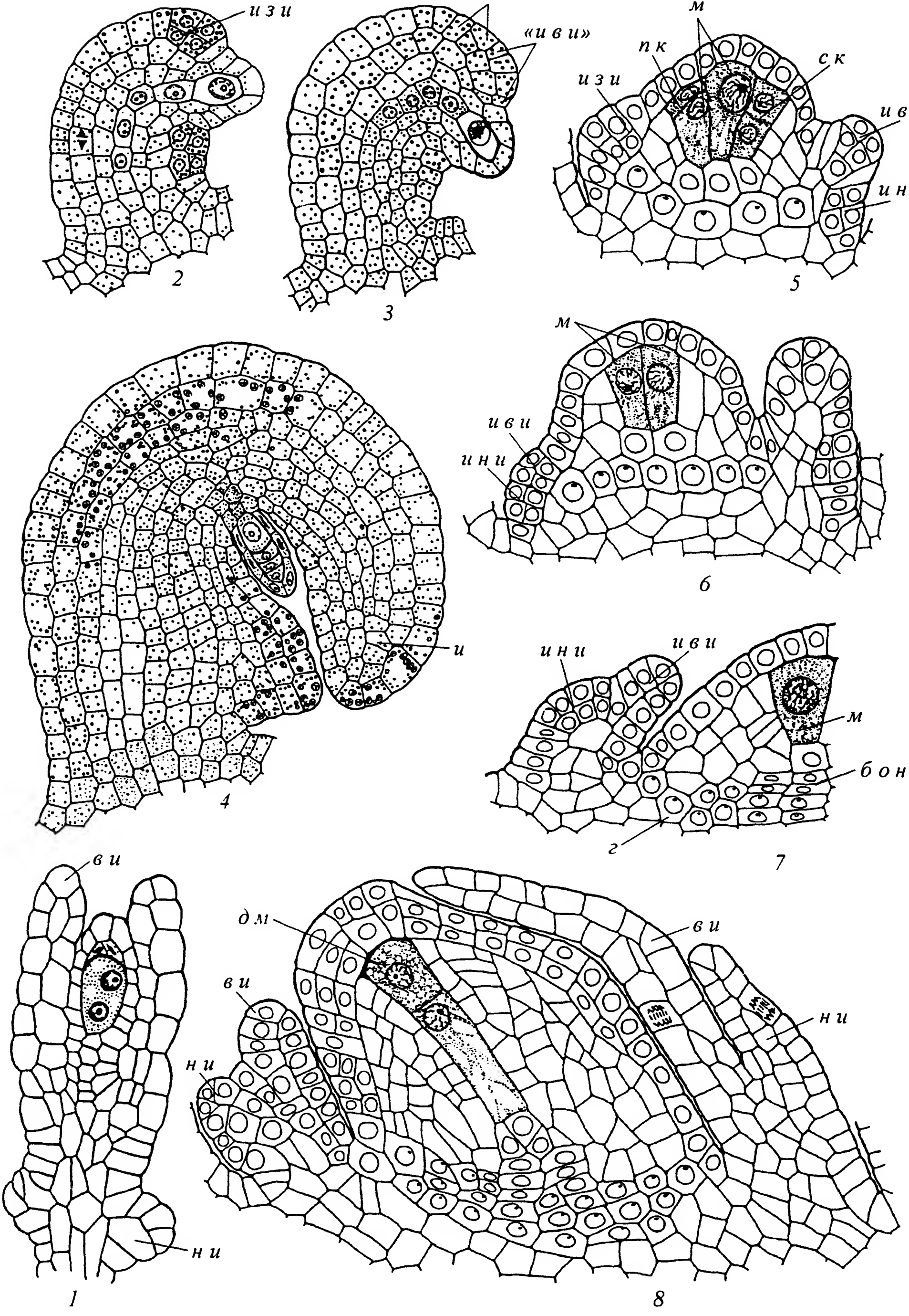


Рис. 8. Особенности формирования интегумента.

1 — битегмальный семязачаток *Cytinus ruber*, наружный интегумент в зачаточном состоянии (по: Терехин, Анисимова, 1981): *2—4* — формирование единственного интегумента у *Swertia iberica* за счет общих инициалей, развитие условно «внутреннего» и «наружного» интегументов осуществляется асинхронно подобно возникновению интегументов в битегмальном семязачатке (по: Shamrov, 1991); *5—8* — формирование двух интегументов у *Zea mays* за счет асинхронного развития общих инициалей, интегументы имеют общее основание в результате объединения нижних производных, а средняя и апикальная части интегументов оказываются «свободными» и образованы верхними производными инициалей (по: Воронова и др., 2002). *дм* — диада мегаспор, *изи* — инициальная зона интегумента, *иви* — инициали внутреннего интегумента, *ини* — инициали наружного интегумента. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—7.

У *S. iberica* в результате периклинальных делений эпидермальных инициалей, располагающихся сначала в один слой, а затем в два слоя, образуется комплекс клеток в апикальной части дифференцирующегося примордия семязачатка (рис. 8, *2*; табл. III, *2*). Затем таким же образом начинают делиться эпидермальные клетки двух прилегающих нижележащих слоев, которые следует рассматривать также как инициали (рис. 8, *3*; табл. III, *3*, *4*). Таким образом, асинхронное развитие эпидермальных инициалей у *S. iberica* происходит подобно тому, как формируются внутренний и наружный интегументы в битегмальном семязачатке. Однако вследствие их объединения на самых ранних стадиях возникает единственный многослойный интегумент на базе общих инициалей двух интегументов, при этом выявляется дифференциация интегументальной паренхимы на внутреннюю и наружную области, различающиеся по строению (рис. 8, *4*; табл. III, *5*, *6*) (Shamrov, 2000b). Таким образом, в этом случае никакой элиминации одного из интегументов не наблюдается. Необходимо подчеркнуть, что полного объединения обоих интегументов в одну структуру может и не происходить, если общими оказываются лишь нижние производные инициальных клеток, тогда как верхние дериваты образуют «свободные» интегументы, при этом последние имеют общее основание (рис. 8, *5—8*) (*Zea mays* из сем. *Poaceae* — Воронова и др., 2002).

Мы считаем, что существовал еще один путь перехода от би- к унитегмальности (рис. 7, *5*). Он происходил, вероятно, за счет длительного и постепенного сближения инициалей двух интегументов различного происхождения, в результате чего апикальная часть единственного интегумента соответствует внутреннему интегументу и формируется за счет эпидермальных инициалей, а его средняя и базальная части соответствуют наружному интегументу и образуются за счет субэпидермальных инициалей (*Ceratophyllaceae*, Шамров, 1994а, 1997в). Таким образом, и в этом случае становление единственного интегумента не связано с полной элиминацией одного из двух интегументов.

Анализ имеющихся данных показал, что эволюционные преобразования интегумента осуществлялись несколькими путями не только в направлении от би- к унитегмальности, но и от интегументов дермально-субдермального происхождения к интегументам субдермального или дермального происхождения (в зависимости от того, какие инициали получали преимущественное развитие), от многослойных интегументов к двуслойным (рис. 4).

Как уже было отмечено, внутренний интегумент почти всегда имеет дермальное происхождение. Наружный, так же как и единственный, интегумент часто бывает субдермальным, но может быть и эпидермальным и кроме того, в его образовании у отдельных растений могут принимать участие как субэпидермальные, так и эпидермальные инициали.

Характер заложения наружного интегумента может служить таксономическим признаком и быть использованным в филогенетических построениях (Boesewinkel, Bouman, 1967; Bouman, 1971b, 1974, 1984). Наружный интегумент субдермального происхождения присущ видам ряда семейств в основании филогенетической системы (*Magnoliaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*). Этот признак (один или в совокупности с другими) был использован при выяснении родственных связей в группе порядков *Rutales* и *Geraniales* (Boesewinkel, 1977, 1978, 1980, 1981; Boesewinkel, Bouman, 1978, 1980; Boesewinkel, Been, 1979; Boesewinkel, Geenen, 1980), а также в сем. *Polygalaceae*.

Возникновение наружного интегумента дермального происхождения происходило, по-видимому, неоднократно в процессе филогенеза покрытосеменных растений (Bouman, 1984). В семязачатках ряда семейств (*Brassicaceae*, *Malvaceae*, *Onagraceae*, *Rutaceae* и др.) наблюдаются наружные интегументы как дермального, так и субдермального происхождения. Так, в сем. *Brassicaceae* у видов *Brassica* и *Sinapis* наружный интегумент возникает за счет субдермальных инициалей, у *Capsella* — за счет дермальных инициалей, а у *Lunaria* — за счет дермальных инициалей с дорзальной стороны и субдермальных инициалей с латеральной и вентральной сторон

(Bouman, 1975). В сем. *Onagraceae* способ заложения наружного интегумента является специфическим для триб: он имеет субдермальное происхождение у *Lopezieae*, *Fuchsieae*, *Circaeae*, дермальное и субдермальное происхождение у *Onagreae* и дермальное происхождение у *Jussiaeae*, *Epilobieae* (Tobe, Raven, 1985).

Еще P. Maheshwari (1950) отмечал, что одним из важных признаков семязачатка является место инициации интегумента. Согласно представлениям Е. Л. Кордюм (1978), в ходе эволюции семязачатка интегумент постепенно стал возникать ближе к верхушке примордия семязачатка, что коррелировало с редукцией нуцеллуса.

Проведенный нами анализ показал, что у ряда высокоспециализированных таксонов смещение места инициации интегумента в апикальную часть примордия семязачатка сопряжено не только с редукцией нуцеллуса, но и с разрастанием халазы и становлением пахихалазального семязачатка. К таким таксонам относятся семейства *Asclepiadaceae*, *Euphorbiaceae*, *Rubiaceae*, *Theligonaceae*, *Tropaeolaceae*. Наиболее ярко этот процесс проявился в пор. *Santalales*, у ряда представителей которого интегумент достигает крайней степени своего развития и образован лишь инициальными клетками (Fagerlind, 1947, 1948; Ghosh, 1955; Ram, 1959; Raj, 1970, 1972; Shamrov et al., 1992; Шамров и др., 2001, и др.). По мнению E. Corner (1976), становление унитегмального семязачатка коррелировало с возрастанием степени его пахихалазии.

Семязачатки с многослойными интегументами описаны как у примитивных, так и продвинутых таксонов. Так, многим примитивным семействам (*Calycanthaceae*, *Magnoliaceae*, *Myristicaceae*) присущи многослойные, а более продвинутым (*Didiereaceae*, *Caryophyllaceae*) — 2—3-слойные интегументы. С другой стороны, ряд таксонов в основании системы цветковых растений (*Aristolochiaceae*, *Papaveraceae*, *Saururaceae*) характеризуются 2—3-слойными интегументами, а таксоны более высокого уровня системы (*Elaeagnaceae*, *Rhamnaceae*, группа спайнолепестных растений) имеют многослойные интегументы. Единственный интегумент, как правило, более массивный, чем интегументы в битегмальных семязачатках. Вопрос о филогенетической значимости многослойности интегумента остается нерешенным. Этот признак одними авторами рассматривается как исходный (Bouman, 1974; Boesewinkel, 1981; Goldberg, 1986), а другими — как вторичный (Netolitzky, 1926; Савченко, 1973). Эволюционное становление интегумента, вероятно, следует рассматривать в связи с другими структурами семязачатка, развивающимися сопряженно, а также с особенностями строения семенной кожуры, способом диссеминации и прорастания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимова Г. К. Семейство *Alangiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л , 1987а. Т. 4. С. 15—18.

Алимова Г. К. Семейство *Griseliniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987б. Т 4 С 27—28

Алимова Г К. Семейство *Alstroemeriaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990а. Т. 5. С. 74—76

Алимова Г. К. Семейство *Velloziaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990б. Т. 5. С. 141—143.

Алимова Г. К., Яковлев М. С. К эмбриологии *Streptocarpus rexii* (*Gesneriaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67 № 4. С. 470—479.

Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.

Винтер А. Н., Шамров И. И. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 378—390.

Васильев А. Е., Плиско М. А. Электронномикроскопическое исследование интегументального тапетума и смежных тканей семязачатка у *Calendula officinalis* L. // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 3. С 335—346.

Воронова О. Н., Шамров И И., Батыгина Т. Б. Морфогенез семязачатка *Zea mays* L. (*Poaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 10—26.

Гревцова А. Н. Семейство *Apiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 35—44.

Данилова М. Ф. Проводящая система семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994 Т. 1 С. 255—261.

Данилова М. Ф. Семенная кожура // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1997. Т 2 С. 650—655.

Данилова М. Ф., Кирпичников М. Э. Словарь терминов // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 8—32.

Жукова Г. Я. Семейство *Polemoniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 206—209.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.

Камелина О. П. Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л., 1980. 102 с.

Камелина О. П. Семейство *Calycanthaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 69—74.

Камелина О. П. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в семействе *Marantaceae* // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 480—493.

Камелина О. П. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 1991, Ташкент. 80 с.

Камелина О. П., Жукова Г. Я. Семейство *Valerianaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 241—248.

Комар Г. А. О структуре ариллуса некоторых представителей сем. крыжовниковых (*Grossulariaceae*) // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., 1965а. С. 114—130.

Комар Г. А. Ариллусы, их природа, строение и функции // Бот. журн. 1965б. Т. 50, № 5. С. 715—724.

Комар Г. А. Ариллусы // Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. С. 55—64.

Комар Г. А. Ариллус // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т 1. С 159—161.

Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 219 с.

Коробова С. Н., Жинкина Н. А. Семейство *Araceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 275—279.

Маметьева Т. Б., Камелина О. П. Семейство *Myristicaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 47—50.

Никитичева З. И. О взаимосвязях в развитии эндосперма и тканей семязачатка у видов семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* // Бот. журн. 1979а. Т. 64. № 11. С. 1567—1580.

Никитичева З. И. Развитие зародыша, эндосперма и семени у паразитных представителей семейства *Scrophulariaceae* // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных. Л., 1979б. С. 130—157.

Никитичева З. И. Семейство *Sauruгaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений Л., 1981. Т. 1. С. 81—84.

Никитичева З. И. Семейство *Linaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1985. Т. 3. С. 196—201.

Никитичева З. И., Проскурина О. Б. Эмбриология видов рода *Convolvulus* (*Convolvulaceae*). Развитие семяпочки и семени // Бот. журн. 1989. Т 74. № 8. С. 1108—1128.

Никитичева З. И., Шамров И. И. Интегументальный тапетум // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 154—156.

Петрова Т. Ф. Цитоэмбриология лилейных. Подсемейство *Lilioideae*. М., 1977. 213 с.

Плиско М. А. Ультраструктура интегументального тапетума у *Calendula officinalis* L. в ранний период развития гаметофита // Цитология. 1971. Т. 13. № 10. С. 1211—1217.

Плиско М. А. Семейство *Zingiberaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т 1. С. 217—222.

Плиско М. А., Комар Г. А Структура семяпочки покрытосеменных // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск, 1980. С. 431—447.

Полюшкина Е. Н. Ультраструктура клеток интегументов семяпочки сои (*Glycine max* (L.) Merr.) // Тез. докл. VI Всес. симп. «Ультраструктура растений». Киев, 1988. С. 106.

Полюшкина Е. Н. Развитие и строение семяпочки, зародышевого мешка фертильных и стерильных цветков сои: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашгабат, 1993. 20 с.

Родионова Г Б. Развитие семяпочки и интегументов у *Heliophila amplexicaulis* L. // Бот. журн. 1972 Т. 57. № 9. С. 1153—1161.

Родионова Г Б Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1983. Т 2. С. 154—164

Родионова Г. Б. Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1992. Т. 4. С. 191—201.

Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. 190 с.

Савченко М. И., Комар Г. А. Морфология семяпочек некоторых однодольных // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М ; Л., 1965. С. 74—113.

Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 301 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М ; Л., 1964. 236 с.

Тахтаджян А Л., Меликян А. П. Сравнительно-анатомическое изучение семенной оболочки *Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum* и близких родов в связи с их систематикой // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 10. С. 1271—1278.

Терехин Э. С., Анисимова Г. М. Семейство *Rafflesiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений Л., 1981. Т. 1. С. 96—100.

Терехин Э. С., Шибакина Г. И. Семейство *Zosteraceae* // Сравнительная анатомия семян. Л , 1985 Т 1. С. 59—62

Федотова Т А. Семейство *Paeoniaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1988. Т. 2. С. 195—207.

Фрейберг Т. Е. Семейство *Bignoniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 259—264.

Фрейберг Т. Е., Камелина О. П. Семейство *Magnoliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 36—41.

Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства // М., 1958. 285 с.

Чочиа К. А. Развитие женских репродуктивных структур лотоса орехоносного *Nelumbo nucifera* Gaertn. (*Nelumbonaceae*) (по данным светооптического, электронномикроскопического и биохимического исследований): Дис. ... канд. биол наук. Тбилиси, 1989. 230 с.

Шамров И. И. Развитие семяпочки и особенности строения зародышевого мешка у представителей семейства *Gentianaceae* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 213—222.

Шамров И. И. Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1363—1379.

Шамров И. И. Интегумент // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994а. Т. 1. С. 150—153.

Шамров И. И. Эпидермис интегумента // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994б. Т. 1. С 153—154.

Шамров И. И. Паренхима интегумента // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994в. Т. 1. С. 156—157.

Шамров И. И. Оперкулум // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994г. Т. 1. С. 158.

Шамров И. И. Микропилярный воротничок // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994д. Т. 1. С. 158—159.

Шамров И. И. Интегумент цветковых растений: структурные и эволюционные аспекты // Тр. междунар. конф. по анат. и морфол. раст. СПб., 1997а. С. 372—373.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 6. С. 24—46.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. 1997в. Т. 82. № 10. С. 1—13.

Шамров И. И. Формирование гипостазы, подиума и постамента в семязачатке *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) и *Ribes aureum* (*Grossulariaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 3—14.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у некоторых представителей порядков *Liliales* и *Amaryllidales* // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 2. С. 13—33.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999б. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Шамров И. И. Морфогенез семязачатка и семени у *Listera ovata* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 3—13.

Шамров И. И. Морфогенез семязачатка и семени у *Capsella bursa-pastoris* (*Brassicaceae*) // Бот. журн. 2002а. Т. 87. № 2. С. 1—18.

Шамров И. И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002б. Т. 87. № 10. С. 1—30.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Морфогенез семяпочки *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*): структурно-гистологическое исследование // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 47—59.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Семязачаток и семя у *Juncus filiformis* (*Juncaceae*): особенности возникновения и характер преобразования структур в процессе развития // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 11. С. 18—33.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Особенности преобразования семязачатка в семя у *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Бот. журн. 1993в. Т. 78. № 12. С. 24—44.

Шамров И. И., Анисимова Г. М., Батыгина Т. Б., Лакшми Сита Г. Типы и морфологическая эволюция семязачатка в порядке *Santalales* // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 1—14.

Шамров И. И., Винтер А. Н. Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1073—1083.

Шамров И. И., Жинкина Н. А. Развитие семязачатка у *Azorina vidalii* (*Campanulaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 19—34.

Шамров И. И., Никитичева З. И. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 45—60.

Шевченко С. В., Камелина О. П. Семейство *Davidiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 7—12.

Шпильовий Б. Ю. Макроспорогенез і розвиток жіночого гаметофіту у *Gladiolus × hybridius* Hort. // Укр. бот. журн. 1980. Т. 37. № 5. С. 48—54.

Якобсон Л. Я. Эмбриологические исследования рододендронов // Изв. АН Латв. ССР. 1976. Т. 352. № 11. С. 84—96.

Яковлев М. С. Словарь основных терминов // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 7—25.

Яковлев М. С., Иоффе М. Д. Особенности эмбриогенеза рода *Paeonia* // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 10. С. 1491—1502.

Agarwal S. The embryology of *Strombosia* Blume // Phytomorphology, 1961. Vol. 11. N 3. P. 269—272.

Andrews H. N. Studies in paleobotany. New York—London, 1961. 487 p.

Anisimova G M., Shamrov I. I Anther and ovule development in *Ungnadia speciosa* Endl. // Bull. Polish Acad. Sci. 1997. Vol. 45. N 2—4. P 93—100.

Anisimova G. M., Shamrov I. I. Ovule and seed development in *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) // Acta Biol Crac., ser. Bot. 2000. Vol. 42. N 1. P. 47—54

Arekal G D Embryological studies in Canadien representatives of the tribe *Rhinantheae, Scrophulariaceae* // Can. J. Bot. 1963. Vol. 41. N 2. P. 267—303.

Arekal G D., Raju D The female gametophyte of *Linaria ramosissima* // Curr. Sci. (India). 1964 Vol 33. N 19. P. 591—592

Baillon H. E. Sur l'origine du macis de la *Muscade* et des arilles en general // Adansonia. 1876. T. 11. P. 1—176.

Belyaeva N. S. Ultrastructure of chalazal end cells of ovule of *Delphinium* before fertilization // Proc. VII Intern. Cytoembr Symp. «Fertilization and embryogenesis in ovulated plants» // High Tatra (Račkova dolina), Czechoslovakia, 1982. Bratislava, 1983. P. 189—194.

Benson M *Telangium scotti*, a new species of *Telangium* (*Calymmatotheca*) showing structure // Ann. Bot. 1904. Vol. 18. N 79. P. 161—177

Boesewinkel F. D. Development of ovule and testa in *Rutaceae*. I: *Ruta*, *Xanthoxylum*, and *Skimmia* // Acta Bot Neerl 1977 Vol. 26. N 3. P. 193—211

Boesewinkel F. D. Development of ovule and testa in *Rutaceae*. III. Some representatives of the *Aurantioideae* // Acta Bot. Neerl. 1978. Vol. 27. N 5—6. P. 341—354.

Boesewinkel F. D. Development of ovule and testa of *Linum usitatissimum* L. // Acta Bot. Neerl. 1980 Vol. 29. N 1. P 17—32.

Boesewinkel F D Development of ovule and seed coat in the *Rutales-Geraniales* assembly. Ph D Thesis, 1981. 111 p.

Boesewinkel F. D. Ovule and seed structure in *Datiscaceae* // Acta Bot Neerl. 1984. Vol. 33. N 4. P. 419—429.

Boesewinkel F D. Development of ovule and seed coat in *Averrhoa* (*Oxalidaceae*) with notes on some related genera // Acta Bot. Neerl. 1985. Vol. 34 N 4. P. 413—424.

Boesewinkel F. D. Ovule and seed development of *Tovaria pendula* Ruiz. et Pavon // Bot. Jahrb. Syst. 1990. Bd 111. H. 3. S. 389—401.

Boesewinkel F. D The transition of bi- to unitegmy in *Impatiens* (*Balsaminaceae*) // Proc. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990. St. Petersburg, 1992. P. 82—83.

Boesewinkel F. D., Been W. Development of ovule and testa of *Geranium pratense* L. and some other representatives of the family *Geraniaceae* // Acta Bot. Neerl 1979 Vol 28. N 4—5. P 335—348.

Boesewinkel F. D , Bouman F. Integument initiation in *Juglans* and *Pterocarya* // Acta Bot. Neerl. 1967. Vol 16 N 1 P 86—101

Boesewinkel F. D , Bouman F. Development of ovule and testa in *Rutaceae*. II. The unitegmic and pachychalazal seed of *Glycosmis* cf. *arborea* (Roxb.) D. C. // Acta Bot. Neerl. 1978. Vol. 27. N 1. P. 69—78

Boesewinkel F. D , Bouman F. Development of ovule and seed coat of *Dichapetalum mombuttense* Engl with notes on other species // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol 29. N 2—3. P. 103—115.

Boesewinkel F D., Bouman F The seed structure // Embryology of angiosperms / Ed by B. M. Johri. Berlin etc., 1984. 602 p.

Boesewinkel F. D , Bouman F The development of bi- and unitegmic ovules and seeds in *Impatiens* (*Balsaminaceae*) // Bot Jahrb. Syst. 1991. Bd 113. N 1. S. 87—104.

Boesewinkel F. D., De Lange A. Development of ovule and seed in *Begonia squamulosa* Hook. F. // Acta Bot Neerl 1983. Vol 32. N 5/6. P. 417—425

Boesewinkel F. D , Geenen J. Development of ovule and seed coat of *Erythroxylum coca* Lamk // Acta Bot. Neerl 1980 Vol 29. N 4/5. P 231—241.

Bor J., Bouman F. Development of ovule and integuments in *Euphorbia milii* and *Codiaeum variegatum* // Phytomorphology. 1974. Vol 24. N 3—4. P. 280—296.

Bouman F. Integumentary studies in the *Polycarpicae*. I. *Lactoridaceae* // Acta Bot. Neerl. 1971a. Vol 20. N 6 P 565—569.

Bouman F. The application of integumentary studies to taxonomic and phylogenetic problems // Ber Dtsch. Bot. Ges. 1971b. Bd 74. N 3—4. S. 169—177.

Bouman F. Developmental studies of the ovule, integuments, and seed in some angiosperms. Naarden, 1974 179 p.

Bouman F. Integument initiation and testa development in some *Cruciferae* // Bot. J. Linn. Soc. 1975 Vol 70 N 3 P. 213—229

Bouman F. Integumentary studies in the *Polycarpicae*. V *Nigella damascena* L. // Acta Bot. Neerl. 1978 Vol. 27 N 3. P 175—182

Bouman F The ovule // Embryology of angiosperms / Ed by Johri B M. Berlin etc., 1984. P 123—157.

Bouman F , Calis J. I M Integumentary shifting — a third way to unitegmy // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1977. Bd 90. N 1—2. S. 15—28

Bouman F., Louis A. Seed structure in *Voyria primuloides* Baker (*Gentianaceae*): taxonomic and ecological implication // Dedicatory volume to prof. A. Lebègue «Some aspects and actual orientations in plant embryology», 1989 Université de Picardie, Amiens, France P 261—270

Bouman F., Schrier S Ovule ontogeny and seed coat development in *Gentiana* with a discussion on the evolutionary origin of the single integument // Acta Bot. Neerl. 1979. Vol. 28. N 6. P. 467—478.

Brown R. On some remarkable deviations from the usual structure of seeds and fruits // Transact Linn. Soc. London. 1818. Vol. 12 P. 143—151.

Brown R. Sur la structure de l'ovule antérieurement à l'imprégnation dans les plantes phanérogames et sur la fleur fémelle des Cycadées et des Coniferés // Ann. Sci. Nat Bot. 1826. T 7 P 211—244.

Brown R. Vermischte botanische Schriften. Nürnberg, 1834. Bd 5. 478 s.

Caldwell O. W On the live history of *Lemna minor* // Bot Gaz. 1899. Vol. 27. N 1. P. 37—66.

Camp W. H., Hubbard M. M. On the origin of the ovule and cupule in lyginopterid pteridosperms // Amer. J. Bot. 1963 Vol. 50. N 2 P. 235—243.

Chikkannaiah P S. Embryological studies in *Commelinaceae* // Plant embryology A symposium CSIR New Delhi, 1962. P. 23—36.

Corner E. J. H. The Annonaceous seed and its four integuments // New Phytologist. 1949. Vol. 48. N 3. P. 333—364.

Corner E. J. H. The durian theory extended. II. The arillate fruit and the compound leaf // Phytomorphology. 1954. Vol. 4. N 1—2. P. 152—165.

Corner E J H The seeds of dicotyledons. Cambridge etc., 1976. Vol 1 311 p ; Vol 2 552 p

Coulter J M., Chamberlain C J. Morphology of angiosperms. Chicago, 1903. 471 p.

Dahlgren R. The distribution of characters within an angiosperm system I Some embryological characters // Bot. Notiser. 1975 Bd 128 N 2. S. 181—197.

Dahlgren R. A revised system of classification of the angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1980 Vol. 80. N 2. P. 91—124.

Dixit S. N. The morphology of *Lepeostegeres gemmiflorus* Bl. // Curr. Sci. 1955. Vol 24. N 8. P. 278—279.

Dottori N Anatomia reproductiva en *Ulmaceae* sensu lato. III. Esporangius, esparogenesis y gamatogenesis de *Phyllostylon rhamnoides* y *Celtis tala* // Kurtziana. 1991. Vol 21. P. 81—110.

Engell K., Petersen G. B. Integumentary and endothelial cells of *Bellis perennis*. Morphology and histochemistry in relation to the developing embryo sac // Bot. Tidskr. 1977. Vol. 71. N 3—4. P. 237—244.

Esser K. Bildung und Abbau von Kallose in den Samenanlagen der *Petunia hybrida* // Zeitschr. Bot. 1963. Bd 51. H. 1. S. 32—51.

Fagerlind F. Gynoceumsmorphologische und embryologidche Studien in der Familie *Olacaceae* // Bot. Notiser 1947 H. 3 S 207—230.

Fagerlind F. Beiträge zur Kenntnis der Gynoceummorphologie und Phylogenie der *Santalales*-Familien // Svensk Bot. Tidskr. 1948. Vol. 42. P. 195—229.

Gaertner J. De fructibus et seminibus plantarum. Leipzig, 1788. Vol. 1. 384 p.

Ghosh M. The embryology of *Comandra umbellata* (L.) Nutt. // Curr. Sci. 1955 Vol. 24. N 8. P. 280—281.

Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1898—1901. 838 S.

Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1993. 460 S.

Goldberg A. Classification, evolution and phylogeny of the families of dicotyledons // Smithsonian Contrib. Bot. 1986. N 58 205 p.

Goldflus M. Sur la structure et les fonctions de l'assise epitheliale et des antipodes chez les Composées // J Bot. 1899. T. 13. N 1—2. P. 9—17, 49—49, 87—96.

Grew N. The anatomy of the vegetable begun. London, 1672 198 p.

Grootjen C. J. Development of ovule and seed in *Marantaceae* // Acta Bot. Neerl. 1983. Vol. 32. N 1—2. P. 69—86.

Grootjen C. J., Bouman F. Development of ovule and seed in *Costus cuspidatus* (*Zingiberaceae*) with special reference to the operculum // Bot. J. Linn. Soc. 1981. Vol. 83. N 1. P. 27—39.

Grootjen C. J., Bouman F. Seed structure in *Cannaceae*: taxonomic and ecological implications // Ann. Bot. 1988. Vol. 61 N 3. P. 363—371.

Guèrin P. Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianes // J. Bot. 1903. T. 17. P. 101—108.

Guignard L. Recherches sur le développement de la graine et en particulier de tégument seminal // J. Bot. 1893. T 7. P. 301—368

Gunning B. E. S., Pate J. S. Transfer cells // Dynamic aspects of plant ultrastructure / Ed. by A. W. Robards. London, 1974 P 441—480.

Hegelmaier F. Die Lemnaceen. Eine monographische Untersuchung. Leipzig, 1868. S. 169.

Herr J M. The origin of the ovule // Am. J. Bot. 1995. Vol. 82. N 4 P. 547—564.

Herr J M. On the origin of the ovule: some key events and their impact // Acta Biol Crac , ser. Bot 2000 Vol. 42. N 2. P. 21—30.

Hofmeister W. Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen // Jahrb. Wiss. Bot. 1858. Bd 1. S. 82—190.

Humphrey J. E. The development of the seed in the *Scitamineae* // Ann. Bot. 1896. Vol. 10. N 37. P. 1—40.

Hyde B. B. Mucilage-producing cells in the seed coat of *Plantago ovata*: developmental fine structure // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. N 210. P. 1197—1206.

Iyengar C. V. K. Development of seed and its nutritional mechanism in *Scrophulariaceae* // J. Mysore Univ., N. S. 1947. N 2. P. 82—98.

Johow F. Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens, biologisch-morphologisch dargestellt // Jahrb. Wiss. Bot. 1885. Bd 16. H. 3. S. 415—449.

Johow F. Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomischentwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen // Jahrb Wiss Bot 1889. Bd 20 N 4. S. 475—525.

Jonsson B. On embryosackens utveckling hos Angiosperma // Lunds Univ Arsberatt. Bd 16. S. 1—86 1879—1880.

Kapil R. N., Bhandari N. N. Morphology and embryology of *Magnolia* Dill. ex Linn. // Proc. Nat. Inst. Sci. India. 1964. Vol. 30. N 5/6. P. 245—262.

Kapil R. N , Sethi S. B. Development of seed in *Tridax trilobata* // Phytomorphology. 1962. Vol. 12 N 3. P. 235—239.

Kapil R. N., Tiwari S. C. Impact of embryology on agriculture // Symp. Basic Sci. and Agricult. 1977 P. 43—52.

Kapil R. N., Tiwari S. C. The integumentary tapetum // Bot. Rev. 1978. Vol. 44. N 4. P. 457—490.

Kapil R. N., Vasil I. K. Ovule // Recent advances in the embryology of angiosperms / Ed. by P. Maheshwari. Delhi, 1963. P. 41—67.

Kowal T. The morphological and anatomical features of the seeds of the genus *Amaranthus* L. and keys for their determination // Monograph. Bot. Warszawa, 1954. P. 162—187.

Kühn G. Beiträge zur Kenntnis der intraseminalen Leitbündel bei den Angiospermen // Bot. Jahrb. Syst. 1928. Bd 61. S. 325—385.

Kulkarni K. M., Mahabale T. S. Studies on palms: embryology of *Livistona chinensis* R. Br. // Proc. Indian Acad. Sci. 1974. Vol. 80. N 1. P. 1—117.

Kumazawa M. On the ovular structure in the *Ranunculaceae* und *Berberidaceae* // J Jap. Bot. 1938. Vol. 14. N 1. P. 10—25.

Linnaeus C. Philosophia botanica. Stockholmiae, 1751. 362 S.

Lonay H. Contribution à l'étude des relations entre la structure des differentes parties de l'ovule et la nutrition générale de celui-ci avant et après la fécondation // Bull. Class. Sci. Acad. Roy. Belg. Ser. 5. 1922. T. 8. N 1 P. 24—45.

Long A. G. Some lower Carboniferous fructification from Berwickshire, together with a theoretical account of the evolution of ovules, cupules and carpels // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1966. Vol. 66. P. 345—375.

Magnus W. Die atypische Embryosackentwicklung der Podostemaceen // Flora. 1913 Bd 105. H. 5. S. 275—336.

Maheshwari P. An introduction to the embryology of angiosperms. New York, 1950. 453 p.

Maheshwari S. C. The embryology of *Wolffia* // Phytomorphology. 1954. Vol. 4. P. 355—365.

Maheshwari S. C. The endosperm and embryo of *Lemna* and systematic position of the *Lemnaceae* // Phytomorphology. 1956. Vol. 6. P. 51—55.

Maheshwari S. C., Badlev B. A contribution to the morphology and embryology of *Commelina forskalaei* Vahl. // Phytomorphology. 1958. Vol. 8. N 3—4. P. 277—298.

Malpighi M. Anatome plantarum. London, 1675. 82 p.

Mauritzon J. Samenbau und Embryologie einer Scitamineen // Acta Univ. Lund. 1936. Bd 31. N 9. S. 1—31.

Meeuse A. D. The bitegmic spermatophytic ovule and the cupule — A re- appraisal of the so-called pseudo-monomerous ovary // Acta Bot. Neerl. 1964a. Vol. 13. N 1. P. 97—112.

Meeuse A. D. The angiospermous ovule as a clue to the origin of the flowering plans // Proc. X Intern. Bot. Congr. Edinburgh, 1964b. P. 21—22.

Mirbel C. F. B. Nouvelles recherches sur la strusture et les développements de l'ovule végétale // Ann. Sci. Nat. Bot. 1829. T. 17. P. 302—318.

Mirbel C. F. B. Additions aux nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule végétale // Mem. Acad. Sci. Inst. France. 1830. T. 19. P. 629—684.

Mogensen H. L. Some histochemical, ultrastructural, and nutritional aspects of the ovule of *Quercus gambelii* // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. N 1. P. 48—54.

Murbeck S. Über Organization, Biologie und Beziehungen der Neuradaceen // Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2. 1916. Bd 12. H. 6. S. 1—28.

Nagl W. Über Endopolyploidie, Restitutionskernbildung und Kernstrukturen im Suspensor von Angiospermen und einer Gymnosperme // Österr. Bot. Zeitschr. 1962. Bd 109. S. 431—494.

Nair N. C., Jain R. K. Floral morphology and embryology of *Balanites roxburghii* Planch. // Lloydia. 1956. Vol. 19. N 4. P. 269—276.

Nair N. C., Sukumaran N. P. Floral morphology and embryology of *Brucea amarissima* // Bot. Gaz. 1960. Vol. 121. N 3. P. 175—185.

Netolitzky F. Pie Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926. 364 S.

Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization // Can. J. Bot. 1973a. Vol. 51. N 5. P. 863—878.

Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization // Can. J. Bot. 1973b. Vol. 51. N 5. P. 879—890.

Olesen P., Bruun L. A structural investigation of the ovule in sugar beet, *Beta vulgaris*: Integuments and micropyle // Nord. J. Bot. 1990. Vol. 9. N 5. P. 499—506.

Palm B. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosäckes der Angiospermen: Diss. Stockholm, 1915.

Panchaksharappa M. G. Embryological studies in some members of the *Zingiberaceae* // Plant embryology. A symposium. CSIR, New Dehli, 1962. 224—238.

Philipson W. R. Ovular morphology and the major classification of the dicotyledons // Bot. J. Linn. Soc. 1974. Vol. 68. N 1. P. 89—108.

Philipson W. R. Ovular morphology and the classification of dicotyledons // Plant Syst. Evol. 1977. Suppl. 1. P. 123—140.

Pijl L. van der. Principles of dispersal in higher plants. Berlin etc., 1982. 214 p.

Planchon J. E. Développement et caracteres des vrais et des faux arilles // Ann. Sci. Nat. Bot. 1845. T. 3. P. 275—312.

Raj B. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae* — *Buckleya lanceolata* Sieb. et Zucc. // Beitr. Biol. Pflanzen. 1970. Bd 46. H. 2. S. 193—207.

Raj B. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. XIII. *Choretrum lateriflorum* R. Br. // Österr. Bot. Zeitschr. 1972. Bd 120. H. 1—2. S. 143—154.

Ram M. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. 2. *Exocarpus*, with a discussion on its systematic position // Phytomorphology. 1959. Vol. 9. N 1. P. 4—19.

Rauch W., Scholch H. F. Weitere Untersuchungen an Didieraceen. 2 Teil. Infloreszenz-, blutenmorphologische und embryologische Untersuchungen mit Ausblick auf die systematische Stellung der Didieraceen // Sitzber. Heidelb. Akad. Wiss. 1965. N 3. 227 s.

Rappaport J., Satina S., Blakeslee A. F. Extracts of ovular tumors and their inhibition of embryo growth in *Datura* // Am. J. Bot. 1950. Vol. 37. N 8. P. 586—595.

Richard L. C. M. Demonstrations botaniques ou analyse du fruit considere en générale. Paris, 1808. 111 p.

Rietsema J., Satina S., Blakeslee A. F. On the nature of embryo inhibitor in ovular tumors of *Datura* // Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 1954. Vol. 40. P. 424—431.

Roth I. Die Histogenese der Integumente von *Capsella bursa-pastoris* und ihre morphologische Bedeutung // Flora. 1957. Bd 145. H. 1—2. S. 212—235.

Satina S., Rappaport J., Blakeslee A. F. Ovular tumors connected with incompatible crosses in *Datura* // Am. J. Bot. 1950. Vol. 37. P. 576—586.

Schleiden M. F. Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetablischen Organismus bei den Phanerogamen // Arch. Naturgesch. (Wiegmann). 1837. Jahrg. III. Bd 1. S. 289—320.

Schmid E. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae* // Beih. Bot. Zentralbl. 1906. Bd 20. Abt 1 S 175—299

Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1929. 689 s.

Schwere S. Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale* Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Compositen // Flora. 1896. Bd 82. H. 1. S. 32—66.

Serrato-Valenti G., Cornara L., Modenesii P., Profumo P. The aril of the *Strelitzia reginae* Banks seed: structure and histochemistry // Ann. Bot. 1991. Vol. 67. N 6. P. 475—478.

Shamrov I. I. The ovule of *Swertia iberica* (*Gentianaceae*): structural and functional aspects // Phytomorphology. 1991. Vol. 41. N 3—4. P. 213—229.

Shamrov I. I. Ovule developpement and significance of its features for *Gentianaceae* systematics // Opera Bot. Belg. 1996. Vol. 7. P. 113—118.

Shamrov I. I. Translocation pathways for metabolites in developing ovules of *Gentiana cruciata* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Gagea stipitata* Merklin and *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. // Acta Biol. Crac., ser. Bot. 2000a. Vol. 42. N 1. P. 61—67.

Shamrov I. I. The integument of flowering plants: developmental patterns and evolutionary trends // Acta Biol. Crac., ser. Bot. 2000b. Vol. 42. N 2. P. 9—20.

Shamrov I. I., Anisimova G. M., Lakshmi Sita G., Batygina T. B. The peculiaruty of ovule development in *Santalum album* (*Santalaceae*) // Abstr. XII Intern. Symp. Columbus, USA. 1992. P. 62.

Souèges R. Développement et structure du tégument seminal chez les Solanacées // Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 9. 1907. T. 6. P. 1—24.

Steffen K. Kern- und Nucleolen Wachstum bei endomitotischer Polyploidisierung (ein Beitrag zur karyologischen Anatomie von *Pedicularis palustris* L.) // Planta. 1955. Bd 45. S. 379—394.

Stolt K. A. H. Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen // Kongl. Svensk Vet.-Akad. Handl. 1921. Bd 61. N 14. S. 1—56.

Subramanyam K., Narayana L. L. Floral anatomy and embryology of *Primula floribunda* Wall. // Phytomorphology. 1968. Vol. 48. N 1. P. 105—113.

Svensson H. G. Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Boraginaceen und Heliotropiaceen mit besonderer Rücksicht auf die Endospermbildung. Uppsala, 1925. 176 S.

Svensson H. G. Zytologische-embryologische Solanaceen Studien. 1. Über die Samenentwicklung von *Hyoscyamus niger* // Svensk Bot. Tidskr. Bd 20. H. 3. S. 420—434.

Swamy B. G. L., Krishnamurty K. V. On the so-called endothelium in the monocotyledons // Phytomorphology. 1970. Vol. 20. N 3. P. 262—269.

Takao S. A study in the development of embryo sac in *Impatiens textori* // Bot. Mag. Tokyo. 1968. Vol. 48. P. 310—317.

Tiagi B. Development of the seed and fruit of *Melampyrum nemorosum* L. and *M. arvense* L. // Can. J. Bot. 1965. Vol. 43. N 12. P. 1511—1521.

Tilton V. R., Lersten N. R. Ovule development in *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) with a review of selected papers on angiosperm reproduction. III. Nucellus and megagametophyte // New Phytol. 1981. Vol. 88. N 3. P. 439—457, 459—476, 477—504.

Tilton V. R., Mogensen H. L. Ultrastructural aspects of the ovule of *Agave parryi* before fertilization // Phytomorphology. 1979. Vol. 29. N 3—4. P. 338—350.

Tobe H., Raven P. H. The histogenesis and evolution of integuments in *Onagraceae* // Ann. Mo. Bot. Gard. 1985. Vol. 72. N 3. P. 451—468.

Tokuoka T., Tobe H. Ovules and seeds in subfamily *Phyllanthoideae* (*Euphorbiaceae*): structure and systematic implications // J. Plant Res. 2001. Vol. 114. N 1113. P. 75—92.

Turpin P Memoire sur l'organe par lequel le fluide fécondant peut s'entroduire dans l'ovule des végétaux // Ann Mus. Hist Nat 1806. T 7. P 199—211.

Van Haan H. R M de. Contribution to the knowledge of the morphological value and phylogeny of ovule and its integuments // Rev. Trav. Bot. Neerl. 1920. T. 17. P 219—324.

Van Went J. L Integumentary tapetum in *Impatiens walleriana* ovules // Dedicatory volume to Prof. A. Lebègue «Some aspects and actual orientations in plant embryology», 1989. Université de Picardie, Amiens. France. P. 271—279.

Vazart B., Vazart J. Infrastructure de l'ovule du Lin, *Linum usitatissimum* L. I. L'assise jaquette ou endothelium // C R. Acad Sci. Paris 1965 T. 261 N 11. P 2927—2930

Ventura M. Osservazioni embriologiche su *Arechavaletaria uruguayensis* Speg // Ann. Bot. (Roma) 1938. T. 21. N 3 P. 527—533.

Venturelli M., Bouman F. Embryology and seed development in *Mayaca fluviatilis* (*Mayacaceae*) // Acta Bot. Neerl. 1986. Vol. 35. N 4. P 497—516.

Vijayaraghavan M R., Dhar U. Scytopetalum tieghemii — embryologically unexplored taxon and affinities of the family *Scytopetalaceae* // Phytomorphology. 1976 Vol. 26 N 1. P. 16—22.

Walton J. L'évolution des téguments et de la protection du sporange // L'Année Biol. Sér. 3. 1952. T. 28. Fasc. 5—6. P. 129—133.

Walton J. Evolution of the ovule in pteridosperms // Adv. Sci. 1953. Vol. 10. P. 223—230.

Warming E De l'ovule // Ann. Sci. Natur Bot. Sér. 6. 1878. T. 5. P. 175—266

Wiger J. Embryological studies on the families *Buxaceae, Meliaceae, Simaroubaceae* and *Burseraceae*. Lund., 1935. 130 s.

Wilms H. J. Development and composition of the spinach ovule // Acta Bot Neerl. 1980. Vol 29. N 4. P. 243—260.

Worsdell W. C The structure and morphology of the ovule An historical sketch // Ann. Bot. 1904. Vol. 18. P. 57—86.

Yakovlev M S, Yoffe M D On some peculiar features in the embryology of *Paeonia* // Phytomorphology. 1957. Vol. 7. N 1. P. 74—82.

Yamada T., Imaichi R., Kato M Developmental morphology of ovules and seeds of *Nymphaeales* // Am. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 6. P. 963—974.

Zhinkina N. A., Shamrov I. I. Embryology of *Azorina vidalii* and *Gadellia lactiflora* (*Campanulaceae*) // Bull. Polish Acad. Sci Biol. Ser. 1997. Vol. 45. N 2—4. P. 119—133.

SUMMARY

The ovule integuments are laid down by periclinal or oblique divisions of dermal and subdermal initials following three types (dermal, subdermal and dermal-subdermal). Their development is characterized by differentiation of such structures as micropyle, micropylar collar, operculum, integumentary tapetum, or endothelium. The evolutionary transformations of the integuments proceeded by some pathways from bi- to unitegmy, from integuments of dermal-subdermal origin to those of subdermal or dermal origin (depending on which initials have a priority in development), and from many-layered to two-layered integuments. They took place many times in very different branches of the angiosperms and occurred concurrently with other structures of the ovule.

УДК 581.3:582

© Л. И. Абрамова, Н. А. Авалкина, Е. А. Голубева, И. Н. Голубовская

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ДВОЙНЫХ МУТАНТОВ *ZEA MAYS* (*POACEAE*)

L. I. ABRAMOVA, N. A. AVALKINA, E. A. GOLUBEVA, I N. GOLUBOVSKAYA

EMBRYOLOGICAL ABNORMALITIES OF DEVELOPMENT IN THE DOUBLE MUTANTS OF *ZEA MAYS* (*POACEAE*).

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН
190000 С.-Петербург, ул. Б. Морская, 44

Поступила 14.06 2002
Окончательный вариант получен 18.09.2002

Исследованы структурные нарушения в пыльниках и семязачатках двойных мутантов кукурузы из коллекции ВНИИР им. Н И. Вавилова. Обнаружена независимость проявления изменения признаков, вызываемых каждой отдельной мутацией.

Ключевые слова: *Zea mays* L., пыльник, семязачаток, двойные мутанты

Двойные мутанты кукурузы (*Zea mays* L.) впервые получены с целью выявления закономерностей генного контроля мейоза (Голубовская, 1985). В результате их исследования были установлены основные положения концепции мейоза, заключающиеся в обнаружении цепочки генов, контролирующих единый ряд последовательных событий на начальных этапах регуляции разных ключевых этапов мейоза.

В этом плане особый интерес представляло выяснение влияния таких комбинированных мутаций на развитие генеративных органов. Ранее были изучены аномалии в структуре пыльника и семязачатка, вызванные мутациями *am1*, *am1/pra1*, *afd1* и *mac1* (Sheridan et al., 1996, 1999; Батыгина, Воронова, 1999; Воронова, 1999; Абрамова и др., 2002). Наиболее существенные изменения, важные с точки зрения нормального функционирования генеративных органов, были отмечены у мутантов *mac1*. У остальных мутантов основным нарушением развития можно было считать полное отсутствие или неправильное отложение каллозы на мейоцитах как в пыльниках, так и в семязачатках (Авалкина и др., 2001).

Таким образом, только мутация *mac1* имела четкие, присущие ей одной, эмбриологические нарушения и этим она отличалась от других исследованных нами мутаций кукурузы. В связи с этим изучение двойных мутантов, несущих мутацию *mac1*, могло дать дополнительные сведения о существовании взаимодействия между геном *mac1* и некоторыми другими генами кукурузы на эмбриологическом уровне.

Материал и методика

В работе использованы растения двойных мутантов кукурузы *mac1/mac1* × *ts4/ts4*; *mac1/mac1* × *afd1/afd1* и *mac1/mac1* × *am1/am1*, полученные И. Н. Голубовской в 1996—1997 гг.

Мутация *ts4* (tassel seed) выражается в том, что происходит переопределение пола (мужское соцветие — метелка превращается в женское — початок). У мутанта *afd1* (absence of the first division) спорогенные клетки вступают в мейоз, но вскоре первое мейотическое деление заменяется на эквационное, отличаясь от митоза только сильной спирализацией хромосом. Мутантный аллель *am1* в гомозиготном состоянии препятствует началу мейоза, следующего за премейотическим митозом. Мейоциты подвергаются синхронному митотическому делению и впоследствии дегенерируют. У мутанта *mac1* (multiple archesporial cells) специфическим образом изменяется структура мужского и женского гаметофитов.

Метод выращивания и отбора мутантных растений подробно описан ранее (Абрамова и др., 2002).

Материал в виде пыльников и семязачатков зафиксирован в FAA-фиксаторе (40 % формальдегид, ледяная уксусная кислота, 50 %-й спирт в соотношении 5 : 5 : 90) и заключен в смолу с обезвоживанием, как для электронно-микроскопических исследований. Поперечные срезы пыльников и продольные семязачатков выполнены на ультрамикротоме и окрашены водным раствором толуидинового синего. Ядра, ядрышки, фигуры деления и клеточные стенки он окрашивает в фиолетово-синий цвет, а каллозу — в темно-синий.

Этот же фиксированный материал использован для выделения из семязачатков мейоцитов и зародышевых мешков, окрашенных по Фельгену, и для просветления в 60 %-м глицерине.

Результаты и обсуждение

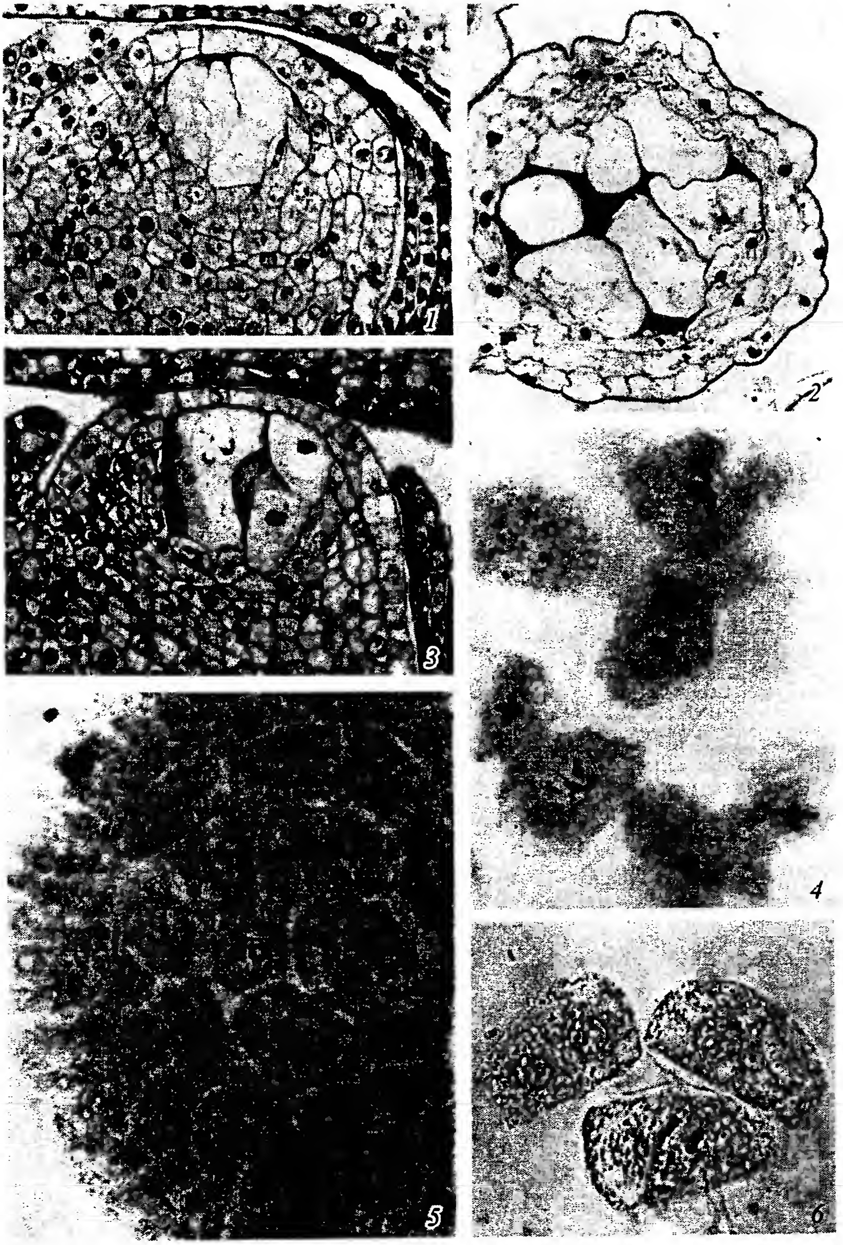
У нормальных растений гнездо пыльника кукурузы на стадии профазы I мейоза (см. таблицу-вклейку, *1*) окружено 4 слоями клеток. Снаружи располагался эпидермис, под ним эндотеций, затем средний слой и тапетум, примыкающий к микроспороцитам. Микроспороциты на этой стадии развития пыльника на поперечном срезе имели треугольную форму с массивным каллозным гребнем, обращенным внутрь гнезда пыльника.

В семязачатке нормальных растений кукурузы формировалась только 1 археспориальная клетка, которая дифференцировалась в мегаспороцит (см. таблицу-вклейку, *2*). На стадии профазы I мейоза происходило деление клеток эпидермиса нуцеллуса и закладывался нуцеллярный колпачок. Наружный и внутренний интегументы развивались нормально.

Изучение структуры пыльников и семязачатков у мутантных растений *ts4*, *afd1* и *am1* не выявило значительных отклонений от нормального развития. У мутантов *ts4* мейоз проходил нормально и образовывались все слои стенки пыльника. В пыльниках растений *afd1* и *am1* формировались все 4 слоя его стенки, нормально развивался тапетум. Действие мутантных генов оказывало влияние на ход мейоза, вызывая нарушения, приводящие к полной мужской стерильности. При этом у мутантных растений *afd1* каллоза на мейоцитах откладывалась нормально и сохранялась до дегенерации последних, у мутантов *am1* каллозной оболочки не образовывалось совсем.

В семязачатках всех 3 мутантов дифференцировалась одна археспориальная клетка, которая затем у мутантных растений *ts4* и *afd1* входила в мейоз и развивалась дальше, а у мутанта *am1* археспориальная клетка делилась митотически, иногда многократно, и образовавшиеся клетки со временем дегенерировали.

У мутантных растений *mac1* спорогенные клетки в пыльнике вступали в мейоз, но в связи с аномалией развития структур пыльника мейоциты дегенерировали. Среди нарушений, вызываемых мутацией *mac1* и приводящих к мужской стерильности (см. таблицу-вклейку, *3*), существенную роль представляло неограниченное увеличение числа митотических делений археспориальных клеток, в результате которых образовывались стенка гнезда пыльника и спорогенные клетки. Стенка пыльника имела различное число слоев (от 3 до 5) на разных сторонах гнезда, и эти слои имели однотипное строение без дифференциации на эндотеций, средний слой и тапетум. Мейоциты отличались от нормальных формой, размерами и распределением каллозы.



Пыльники и семязачатки на стадии профазы мейоза и выделенные мейоциты двойных мутантов *Zea mays* L.

1, *2* — мутант *mac1/mac1* × *ts4/ts4* (*1* — продольный срез семязачатка, *2* — поперечный срез пыльника), ×500; *3*, *4* — мутант *mac1/mac1* × *afd1/afd1* (*3* — продольный срез семязачатка, *4* — мейоциты, выделенные из одного семязачатка), ×500; *5*, *6* — мутант *mac1/mac1* × *am1/am1* (*5* — просветленный семязачаток (вид сверху) × 125, *6* — мейоциты, выделенные из одного семязачатка, ×500).

Соотношение числа мейоцитов
в завязях исследованных мутантов

Мутант (генные символы)	Число проанализированных растений	Число просмотренных семязачатков	Среднее число мейоцитов в семязачатке
ts4	1	20	1
am1	8	81	1
afd1	4	28	1
mac1	5	106	7
mac1 × *ts4*	2	75	6
mac1 × *afd1*	6	183	6
mac1 × *am1*	5	121	4

В семязачатке мутантных растений *mac1* (см. таблицу-вклейку, *4*), не развивался нуцеллярный колпачок (отсутствовали периклинальные деления эпидермиса нуцеллуса в апикальной части), образовывались множественные мегаспороциты, часть которых доходила до конечной стадии развития (зародышевого мешка). Разрушались клетки той части внутреннего интегумента, которая принимала участие в формировании микропиле. Некоторые авторы считают, что нуцеллярный колпачок закладывается латерально (Батыгина, Воронова, 1999; Воронова, 1999).

У двойного мутанта *mac1/ mac1* × *ts4 / ts4* при сохранении признака переопределения пола, характерного для мутации *ts4*, одновременно обнаружены аномалии развития как в мужских, так и в женских генеративных органах. Стенки пыльников не имели четко сформированных и дифференцированных слоев, за исключением эпидермиса. Многочисленные мейоциты разного размера и формы дегенерировали на стадии профазы I мейоза и каллоза в гнезде пыльника распределялась неправильным образом (см. рисунок, *2*). Семязачатки содержали многочисленные мегаспороциты, а на более поздней стадии — многочисленные зародышевые мешки при отсутствии нуцеллярного колпачка. Наблюдалась дегенерация клеток внутреннего интегумента (см. рисунок, *1*). Описанные признаки типичны для мутации *mac1*.

Двойной мутант *mac1/mac1* × *afd1 / afd1* в отличие от обычного мутанта *atd1*, содержал в каждом семязачатке несколько мегаспороцитов на разной стадии развития (см. рисунок, *3*, *4*). Сходные картины наблюдались только у мутанта *mac1*.

Семязачатки двойного мутанта *mac1/mac1* × *am1/am1* также имели несколько археспориальных клеток, что типично для мутанта *mac1*, но у них не откладывалась каллоза и стадии мейоза заменялись митотическими, как у мутантов *am1* (см. рисунок, *5*, *6*).

Таким образом, у всех 3 исследованных двойных мутантов обнаружено общее для них нарушение в развитии семязачатка, а именно образование множественных мегаспороцитов. Ранее этот признак был выявлен только у мутации *mac1*. Характер этого нарушения проиллюстрирован в таблице, где видно, что у мутантов *ts4*, *am1* и *afd1* в семязачатке формировалось по 1 мейоциту. У мутантных растений *mac1* и у двойных мутантов число мейоцитов колебалось от 4 до 7, но всегда было больше, чем 1.

У двойного мутанта *mac1/ts4* в пыльниках также выявлена аномалия, типичная для мутации *mac1*, заключающаяся в отсутствии дифференцированных слоев стенки пыльника и образовании многочисленных микроспороцитов, хаотично распределенных в полости гнезда пыльника.

В то же время мейотические нарушения у каждого мутанта стабильно несли признаки, характеризующие гены *am1*, *afd1* и *ts4* соответственно.

Ранее на двойных мутантах было показано, что мутационные мейотические нарушения, контролируемые разными генами, проявляются независимо (Голубовская, 1985). Наши исследования показали, что и эмбриологические структурные нарушения, вызываемые этими мутациями, четко разграничены.

На основании полученных данных можно считать, что гены *mac1*, с одной стороны, и гены *am1*, *afd1* и *ts4*, с другой стороны, контролируют независимые события у двойных мутантов и не взаимодействуют между собой. Ген *mac1* может быть отнесен к разряду генов, управляющих процессами дифференцировки спорогенных клеток и тканей гаметофита высших растений.

Выводы

В ходе исследования было выяснено поведение мутаций, контролирующих с одной стороны события мейоза, с другой — дифференцировку тканей генеративных органов кукурузы. Показана автономность их проявлений.

У всех 3 двойных мутантов как в мужских, так и в женских органах обнаружились структурные нарушения, характерные для мутации *mac1*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. И., Авалкина Н. А., Голубева Е. А., Пыженкова З. С., Голубовская И. Н. Эмбриологическое проявление мутации *mac1* у *Zea mays* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 28—35.

Авалкина Н. А., Абрамова Л. И., Голубева Е. А., Пыженкова З. С., Голубовская И. Н. Особенности экспрессии мей-генов в микро- и мегаспорогенезе кукурузы // Генетические ресурсы культурных растений: Тез. докл. Междунар. совещ. «Проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения генофонда важнейших сельскохозяйственных культур для решения приоритетных задач селекции». Л., 2001. С. 189—190.

Батыгина Т. Б., Воронова О. Н. Проявление апоптоза на ранних этапах развития семязачатка у мутанта кукурузы *mac1* // ДАН. 1999. Т. 367. № 3. С. 426—429.

Воронова О. Н. Морфогенетические потенции семязачатка *Zea mays* // Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999.

Голубовская И. Н. Экспериментальное исследование генного контроля мейоза у кукурузы // Теорет. основы селекции АН СССР СОН. Новосибирск, 1985. С. 119—135.

Sheridan W. F., Avalkina N. A., Shamrov I. I., Batygina T. B., Golubovskaya I. N. The *mac1* Gene: controlling the commitment to the meiotic pathway in maize // Genetics. 1996. Vol. 142. P. 1009—1020.

Sheridan W. F., Golubeva E. A., Abramova L. I., Golubovskaya I. N. The *mac1* mutation alters the developmental fate of the hypodermal cells and their cellular progeny in the maize anther // Genetics. 1999. Vol. 153. P. 933—941.

SUMMARY

The abnormalities of development in anthers and ovules of the double mutants of *Zea mays* L. were investigated. The independence of the embryological effect of different mutations and the display of the *mac1* sign in all studied double mutants were shown.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.524

© И. В. Блинова

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (*ORCHIDACEAE*) В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА ВИДА

I. V. BLINOVA. THE ONTOGENETIC STRUCTURE AND POPULATION DYNAMICS OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (*ORCHIDACEAE*) IN DIFFERENT PARTS OF THE SPECIES DISTRIBUTION AREA

Полярно-Альпийский ботанический сад-институт РАН
184230 Кировск-6, Мурманская обл.
E-mail: ilona@aprec.ru

Поступила 09.01.2002

Онтогенетические спектры популяций *Cypripedium calceolus* L. различаются в центральных и северных частях ареала. В обеих популяциях происходят ежегодные флуктуации численности, не изменяющие однако формы онтогенетического спектра в каждом отдельном месте. Базовый спектр, характерный для этого вида в центре ареала, изменяется на северной его границе.

Ключевые слова: популяции, *Cypripedium calceolus*, Мурманская обл., Тверская обл., северная граница ареала.

Cypripedium calceolus — бореальный евразиатский вид с тенденцией к циркумполярному распространению (Hulten, Fries, 1986). В Северной Америке различают 3 его разновидности: var. *parviflorum* (Salisb.) Fern., var. *pubescens* (Willd) Corell, var. *planipetalum* (Fern.) Vict. et Rouss. (Anderson, 1974; Luer, 1975), которые, возможно, следует считать самостоятельными видами (Cribb, 1997). Несмотря на довольно широкий ареал, *C. calceolus* — первая орхидея, взятая под защиту закона еще в XIX в. (Stewart, 1992). Вид встречается очень неравномерно, спорадически, хотя местами может образовывать довольно значительные скопления.

В европейской части России бóльшая часть ареала вида приходится на зону тайги (Averyanov, 2000). Самые северные популяции встречаются в зоне северо-таежных лесов, в Мурманской обл. Популяции из центральной части ареала, например в Тверской обл., находятся в зоне южной тайги. Известно, что даже в центральных частях ареалов видов их популяции могут быть инвазионными, нормальными и регрессивными с характеризующими их онтогенетическими спектрами (Уранов, Смирнова, 1969; Работнов, 1975). Однако популяции нормального типа доминируют, и для каждой такой популяции существует определенный базовый спектр, не изменяющийся в разных частях ареала (Работнов, 1969; Смирнова, 1987; Заугольнова, 1994).

В связи с этим встают следующие вопросы. Что происходит с популяциями *C. calceolus* на северной границе его ареала? Остаются ли популяции нормальными? Сохраняется ли их базовый спектр? Каким флуктуациям подвержены разные онтогенетические группы?

Районы исследования

Популяции *C. calceolus* изучались в центральной части ареала (Тверская обл.) и на северной границе распространения (Мурманская обл.).

Вышневолоцкий р-н Тверской обл. существенно отличается от других, даже смежных с ним, районов. Он характеризуется сочетанием ландшафтов зандровых равнин и холмистого рельефа с преобладанием лесных и болотных ландшафтов (Невский, 1956; Калмыкова, 1960). Климат — умеренно-континентальный с большим количеством осадков, мягкой зимой и прохладным летом. Среднегодовая температура (3.6 °С) удлиняет вегетационный период до 6—7 мес: с апреля по октябрь (Широкова, 1960). Преобладают подзолистые почвы с выходами известняков на вершинах и склонах холмов (Гавеман, 1960). Весьма расчлененный рельеф обусловливает пестроту растительного покрова (Невский, 1956). Вершины и отчасти склоны холмов покрыты сосновыми лесами, в которых моховой покров почти отсутствует, а травостой богат и разнообразен. На склонах холмов и гряд встречаются смешанно-сложные (осиново-еловые разнотравные) леса, а в нижних частях склонов — осиново-елово-сосновые аконитовые. Болота также своеобразны. Чаще они низинного типа, осоково-травяные, реже — переходного типа с наличием сфагнового покрова.

Мурманская обл. находится в атлантико-арктической климатической зоне умеренного пояса со среднегодовой температурой −1.3 °С и трехмесячным периодом вегетации: с июня по сентябрь. Влиянием теплого морского течения обусловлена относительно мягкая зима, а также влажное и прохладное лето. Специфика проявления факторов почвообразования заключается в отсутствии криогенных явлений, за исключением сезонных. Географическое положение региона и прежде всего мягкий климат по сравнению с районами Крайнего Севера, расположенными восточнее Кольского п-ова, определяют развитие здесь преимущественно бореальной растительности·(сосновых и елово-березовых лесов), сменяющейся при продвижении на север и с увеличением высоты местности березовыми криволесьями, кустарничковыми и лишайниковыми тундрами (Цинзерлинг, 1934; Мишкин, 1953; Раменская, 1983).

Объект исследования

C. calceolus — многолетний травянистый поликарпик, с однотипными годичными побегами, возобновляющийся симподиально; короткокорневищно-гипогеогенное растение (Серебряков, 1964; Блинова, 1993; Kull, 1999). В Мурманской обл. корневище у этого вида находится близко к поверхности почвы, на глубине 5 см; в более южных регионах — Тверской и Московской областях, Эстонии — на глубине 10 см (Денисова, Вахрамеева, 1978; Kull, Kull, 1991; наши наблюдения). Пространственное расположение уже отмерших побегов по отношению к существующим, а также к положению почек возобновления характеризуется закономерностью, так называемым «суммирующим» механизмом роста (Blinova, 2000). Каждый новый побег образуется на некотором удалении от предыдущего материнского, осваивая каждый год новый участок пространства. Корневая система представлена жесткими шнуровидными придаточными корнями, закладывающимися довольно рано, в период внутрипочечного развития побега, и живущими достаточно долго, до 25 лет, если учесть возраст отдельных участков корневища (Блинова, 1998а). Листорасположение — спиральное. Листья представлены 3 формациями: низовые — чешуевидные и влагалищные, листья срединной формации, верхушечные — брактеи. Годичные побеги чаще с одиночным цветком; чрезвычайно редко у этого вида в Мурманской обл. образуется два цветка, хотя в Тверской обл. двуцветковость не редкость. Завязь не скрученная. Плод — коробочка, длиной 25—45 мм, раскрывающаяся шестью продольными щелями. Семена очень мелкие, веретеновидные, без эндосперма, с прозрачной сетчатой оболочкой и недифференцированным зародышем (Burgeff, 1936; Arditti, 1967, 1979).

На большей части своего ареала *C. calceolus* растет в мелколиственных и хвойных лесах, реже широколиственных (Невский, 1935; Орлова, 1954; Смольянинова, 1976; Денисова, Вахрамеева, 1978; Moore, 1980; Иванова, 1987; Вахрамеева и др., 1994; Cribb, 1997; Kull, 1999; Averyanov, 2000). Предпочитает среднеувлажненные, богатые известью (реже слабокислые) почвы. В условиях средней полосы европейской части бывшего СССР, а также в Европе чаще растет на дерново-подзолистых почвах, реже — торфянисто-болотных.

Темпы прохождения фенологических фаз у *C. calceolus* очень сильно зависят от погодных условий вегетационного сезона. В центральных регионах России — Тверской обл. — его вегетация начинается во второй половине апреля. Цветение наступает в конце мая и продолжается около 2 нед. Плодоношение длится до августа, когда наступает рассеивание семян. В южных районах Мурманской обл. первые этапы вегетации проходят в 3-й декаде мая (Воробьева, Москвичева, 1987), тогда как в центральной части региона активные ростовые процессы от развертывания листьев до бутонизации идут с 10 по 20 июня. В более южных популяциях средняя дата начала цветения — 24 июня (Воробьева, Москвичева, 1987). В центральной части Мурманской обл. массовое цветение популяций этого вида длится с 1 по 15 июля. Немногочисленные плоды образуются в 1-й половине августа. В это время побеги полностью сохраняют зеленую окраску листьев. Если не бывает сильных заморозков, они остаются в таком состоянии до конца августа. Созревание семян происходит довольно долго, и семена рассеиваются уже в середине октября, когда начинает формироваться снежный покров.

Методика

Работу проводили на постоянных площадках в 1988—1990 гг. в Вышневолоцком р-не Тверской обл. и в 1992—1998 гг. в Апатитском р-не Мурманской обл. В качестве счетной единицы отмечали годичный побег, считая его самостоятельным источником воздействия на среду, «условной особью» (Ценопопуляции..., 1976), или раметой (Harper, 1977). В Мурманской обл. картировали каждый побег в квадрате 10 × 10 м, в Тверской обл. была заложена постоянная трансекта 2 × 6 м. В Мурманской обл. исследуемая популяция — локальная, в которой учитывались все особи. В Тверской обл. популяция — континуальная, в ней изучалась только часть побегов с репрезентативной выборкой.

Результаты и обсуждение

1. Фитоценотическая характеристика местообитаний ценопопуляций.

Обе популяции располагались в сосняках можжевеловых с травяным покрытием и высокой плотность побегов *C. calceolus*. В Тверской обл. доминировали крупные корневищные виды (*Inula salicina* L., *Convallaria majalis* L., *Primula veris* L., *Rubus saxatilis* L.), разрастающиеся вегетативно, что формально обедняло видовой состав в конкретных фитоценозах (Дементьева, 1989). Хотя состав травяно-кустарничкового яруса заметно отличался в обоих сообществах, выявлено шесть общих видов, которые играли активную роль (см. таблицу). Таким образом, сравниваемые популяции находились в сходных фитоценотических условиях, хотя и в разных частях ареала. Детальный обзор местообитаний приводился ранее (Blinova, 1993; Блинова, 1995).

Виды травяно-кустарничкового яруса в сосняках можжевеловых ландышево-девясило-башмачковом (Тверская обл.) и кипрейно-башмачково-гераниевом (Мурманская обл.) с их проективным покрытием (ПП, %)

Тверская обл. (26 видов)	ПП, %	Мурманская обл. (27 видов)	ПП, %
Alchemilla prasina Juz.	1.0		
Anemonoides ranunculoides (L.) Holub	1.0		
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth	1.0		
Carex digitata L.	2.0		
Convallaria majalis L.	10.0		
Epipactis atrorubens (Hoffm. ex Bernh.) Bess.	1.0		
Fragaria vesca L.	2.75		
Galium boreale L.	1.0		
Galium mollugo L.	1.0		
Inula salicina L.	4.67		
Origanum vulgare L.	1.0		
Paris quadrifolia L.	1.0		
Pimpinella saxifraga L.	1.0		
Platanthera bifolia (L.) Rich.	1.0		
Polygala comosa Schkuhr	1.0		
Potentilla erecta (L.) Raeusch	1.0		
Primula veris L.	7.7		
Trifolium pratense L.	1.0		
Veronica chamaedrys L.	1.0		
Vicia sepium L.	1.0		
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	1.0	*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.	5.0
Cypripedium calceolus L.	11.0	*Cypripedium calceolus* L.	15.0
Orthilia secunda (L.) House	1.0	*Orthilia secunda* (L.) House	2.3
Ranunculus acris L.	1.0	*Ranunculus acris* L.	2.3
Rubus saxatilis L.	1.0	*Rubus saxatilis* L.	2.0
Solidago virgaurea L.	1.0	*Solidago lapponica* With.	3.0
		Avenella flexuosa (L.) Drej	<1.0
		Bistorta vivipara (L.) S. F. Gray	1.0
		Cirsium heterophyllum (L.) Hill	4.0
		Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	1.0
		Empetrum hermaphroditum Hagerup	1.0
		Equisetum sylvaticum L.	7.0
		Geranium sylvaticum L.	9.0
		Hieracium sp.	1.0
		Ledum palustre L.	1.0
		Linnaea borealis L.	3.0
		Luzula pilosa (L.) Willd.	1.0
		Melampyrum sylvaticum L.	1.0
		Melica nutans L.	4.3
		Moneses uniflora (L.) A. Gray	<1.0
		Parnassia palustris L.	1.0
		Pyrola rotundifolia L.	1.0
		Selaginella selaginoides (L.) Link	<1.0
		Trientalis europaea L.	<1.0
		Trollius europaeus L.	<1.0
		Vaccinium myrtillus L.	1.0
		V. vitis-idaea L.	1.0

Примечание. Названия растений даны по С. К. Черепанову (1995).

2. Онтогенез и выделение онтогенетических групп

Латентный период

Семена *C. calceolus* остаются долгое время в коробочке. Их можно еще обнаружить весной следующего года. Они имеют достаточно объемную семенную кожуру, состоящую из окрашенных темно-коричневых клеток. Длина семян составляет 1.3 мм, ширина — 0.26 мм, диаметр зародыша будущего проростка незначителен — 0.2 мм (Ziegenspeck, 1936; Денисова, Вахрамеева, 1978). В настоящее время практически неизвестно, сколько времени проходит от попадания семени в почву до начала ростовых процессов и образования протокорма. Имеется ряд данных (Irmisch, 1853; Ziegenspeck, 1936; Möller, 1987) о прохождении начальных (подземных) этапов онтогенеза до образования 1-го надземного побега: этот период длится как минимум 5 лет. В лабораторных условиях побег с первым зеленым листом может появиться через 14—20 нед (Савина, 1964; Smreciu, Currah, 1989).

Прегенеративный период

Поскольку в литературе часто встречается разногласие при обозначении морфологических структур начальных стадий онтогенеза, которые протекают большей частью подземно, мы следуем классификации, предложенной для корнеклубневых орхидных (Блинова, 1998б). А именно, семя — протокорм — проросток — ювенильное растение. Причем под «проростком» понимаем следующее за протокормом возрастное состояние, отличительной особенностью которого является наличие в надземной части первого зеленого листа, а в подземной — протокорма и отсутствие рубцов от предшествующих побегов (их еще не было). У ювенильного растения годичный побег не первого порядка (тот уже отмер), а на начинающем образовываться корневище уже имеется рубец от первого отмершего побега.

Проросток (p). В подземной сфере имеется двуразветвленный протокорм коричневого цвета в состоянии сильной микоризной инфекции. Корневищный участок побега состоит из 2 метамеров, на одном из которых — спящая почка. Надземный побег состоит из 3 метамеров, первые 2 из которых с листьями низовой формации, а следующий — с первым листом срединной формации. На ассимилирующем листе одна срединная жилка, боковые развиты слабо. Высота надземной части побега 2—4 см.

Ювенильное растение (j). Высота надземной части побега — 2—6 см, на единственном (в редких случаях их два) листе срединной формации размером 2 × 0.5 см хорошо заметны 3 жилки. Придаточных корней — 2—4. Имеется протокорм, зараженный эндофитными грибами.

Имматурное растение (im). Наиболее многочисленная группа растений в популяциях. Высота надземного побега — 4—15 см. Листьев срединной формации — 2—3, длиной 5—7 см, шириной 2—4 см. Жилок — 10—20.

Взрослое вегетативное растение (v). Наряду с имматурными растениями наиболее обширная группа. Бóльшая часть из них вегетативного происхождения. Высота надземной части растений — 15—30 см. Листьев срединной формации — 2—3, длиной 8—10 см, шириной 4—6 см. Жилок — 20—30. Следуя ряду авторов (Денисова, Вахрамеева, 1978; Татаренко, 1991; Быченко, 1992), мы определяем эту группу как взрослые вегетативные растения, поскольку часто не представляется возможным различить в популяциях виргинильные растения и временно нецветущие генеративные.

Генеративный период

Генеративное растение (g). Высота надземной части — 20—40 см. Листьев срединной формации — 3—4. Побег заканчивается цветком. Размеры листа срединной формации: длина 10—17 см, ширина 5—10 см. Жилок — 30—40.

Постгенеративный период

Сенильное растение (s). Высота надземной части — 3—6 см, единственный лист срединной формации прижат к земле. Его размеры 3(5) × 2(3) см. Этот лист, как правило, сильно поврежден, листовая пластинка деформирована, местами имеются разрывы. Жилок — 40—50. Под землей располагается довольно длинное (8—10 см) корневище.

Продолжительность онтогенеза *C. calceolus*, по литературным данным (Irmisch, 1853; Ziegenspeck, 1936; Kull, Kull, 1991) и нашим наблюдениям, составляет 15—25 и более лет. По-видимому, в Мурманской обл. часть особей не проходит полного цикла онтогенеза, переходя из вегетативного состояния сразу в сенильное, минуя генеративный период, вследствие экстремальных условий на севере.

3. Численность и плотность популяций (рис. 1)

В обеих популяциях зарегистрирована относительно высокая численность побегов, около 200, при этом ежегодные флуктуации численности составляли около 30 побегов в Тверской обл. и до 50 побегов в Мурманской обл. Плотность популяций на 1 м^2 составила 17 побегов в центре ареала и 2 побега на севере. Однако разница в плотности больше обусловлена особенностями размещения популяционных локусов, нежели плотностью самих локусов.

4. Численность цветущих и нецветущих побегов (рис. 1)

В Тверской обл. число генеративных побегов ежегодно варьировало довольно значительно, от 30 до 67, и в процентном соотношении доля их изменялась с 18.6 до 31.6. Число нецветущих побегов, состоящих из молодой части популяции (ювенильные, имматурные и вегетативные растения) и постгенеративных особей, превышало генеративную группу популяции в 2 и более раз и колебалось незначительно; в целом эти колебания составили около 10%.

По многолетним данным, в Мурманской обл. число генеративных побегов изменялось мало, от 6 (3%) до 20 (8%), за исключением 1998 г., когда впервые наблюдалось рекордное число цветущих побегов — 51 (24%), и в результате вегетативная часть популяции сократилась на 20%. Число нецветущих побегов в десятки раз превышало число генеративных, при этом годовые флуктуации были небольшими и составляли в среднем 5%.

5. Онтогенетические спектры и их динамика (рис. 2)

В онтогенетическом спектре 1989 г. в Тверской обл. преобладали имматурные растения (~44%), участие других групп, в том числе ювенильной, было также значительно. В следующем, 1990 г., в спектре доминировали имматурные и генеративные растения, именно для этих 2 групп характерна наибольшая амплитуда (17 и 22 побега соответственно).

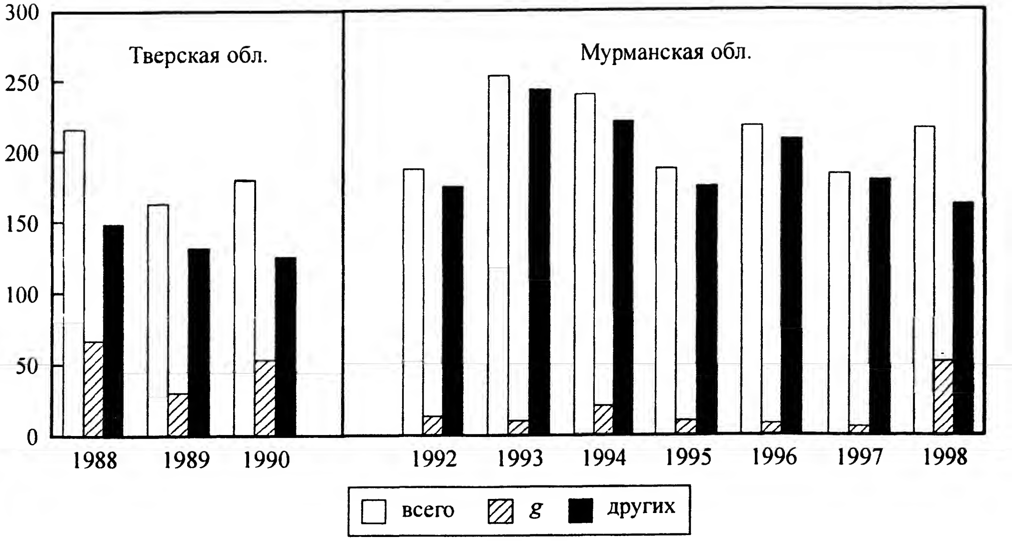


Рис. 1. Число побегов в популяциях *Cypripedium calceolus* L.

По горизонтали — годы, по вертикали — число побегов.

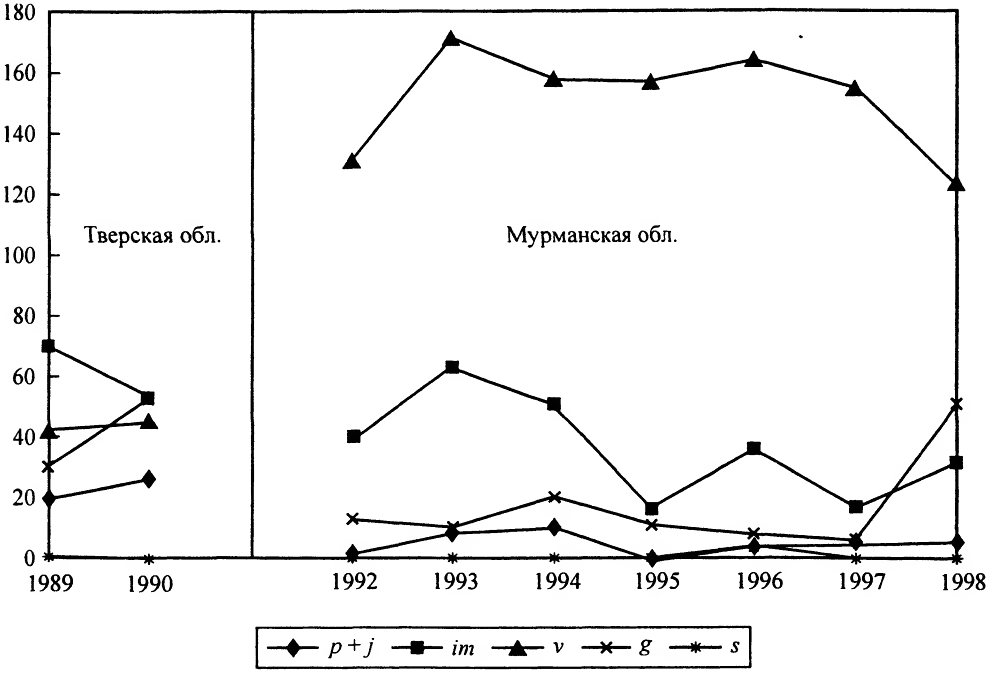


Рис. 2 Динамика спектра онтогенетических групп (в абсолютных числах) в популяциях *Cypripedium calceolus* L. в сосняках можжевеловых ландышево-девясило-башмачковом (Тверская обл.) и кипрейно-башмачково-гераниевом (Мурманская обл.).

Обозначения те же, что и на рис. 1. Пояснения в тексте.

Семилетние наблюдения в Мурманской обл. показывают большую стабильность формы онтогенетических спектров с абсолютным доминированием взрослых вегетативных побегов, до 85 % в отдельные годы. Среди других групп только имматурная отличается относительно высоким участием, около 20 %. Самый низкий уровень у генеративной (~5 %) и ювенильной (~3 %) групп. Ежегодная динамика характерна для всех возрастных групп: ее максимальная амплитуда составляет 47 побегов в вегетативной и имматурных группах.

Большинство российских исследователей выделяют 4 типа онтогенетических спектров: левосторонний, односторонний симметричный правосторонний и двувершинный (Ценопопуляции..., 1977, 1988; Заугольнова, 1994). При этом каждый из них характеризуется доминированием определенной группы (групп). Так, в левостороннем спектре преобладают молодые особи, в правостороннем — старые, в одновершинном — генеративные, а в двувершинном — и молодые, и старые. С одной стороны, такая компактная классификация удобна при характеристике спектров, а следовательно, и популяций. С другой стороны, очевидно, что жесткая корреляция между графическим изображением спектров и доминированием определенной онтогенетической группы не всегда объективна, например, если в спектре выделяют только 4 группы (*j*, *im*, *v*, *g*), а не 7—8 (*j*, *im*, или (*j* + *im*), *v*, g_1, g_2, g_3, *ss*, *s*) (Ценопопуляции..., 1976, 1988). Первые 4 группы широко используют при изучении орхидных, поскольку у многих из них не удается обнаружить особей сенильного периода в популяциях либо доля их очень небольшая. И тогда при максимуме генеративных растений бывший одновершинный спектр превращается в правосторонний, при доминировании вегетативных побегов «левосторонний» становится правосторонним, бимодальный имеет преобладание ювенильной и генеративной (а не сенильной) групп и только левосторонний с преобладанием ювенильных и имматурных растений будет иногда (без участия взрослых вегетативных побегов) соответствовать классическому левостороннему (Vakhrameeva, Tatarenko, 1998). Во избежание недоразумений в данной работе указана лишь доминанта(ы) спектра.

Высокая и довольно стабильная, несмотря на ежегодные флуктуации, численность, наличие в составе разновозрастных особей, отсутствие заноса зачатков извне, показывают, что обе изучаемые популяции — нормального типа.

В Тверской обл. онтогенетические спектры состоят из особей прегенеративной и генеративной групп. Участие всех групп довольно велико, что отражается на довольно пропорциональном спектре: увеличение численности одной из групп компенсируется уменьшением численности другой, но при этом сохраняется высокая наполненность всех групп. В целом спектры выглядят очень здоровыми и уравновешенными: наиболее активные онтогенетические группы (прегенеративная и генеративная) стремятся к эквивалентному участию. Такой вариант онтогенетического спектра должен быть характерен для центра ареала вида при благоприятных условиях произрастания.

В Мурманской обл. онтогенетические спектры состоят из особей прегенеративной, генеративной и постгенеративной групп. Спектры очень непропорциональные, хотя их форма стабильна в течение ряда лет. Фактически репрезентативными являются только группы вегетативных и имматурных растений, с абсолютным доминированием взрослых вегетативных побегов. Доля ювенильных, генеративных и сенильных растений очень незначительна. Такой тип спектра характерен для популяций на границе распространения вида. Спектры очень неуравновешенные: характерно постоянное господство только одной, негенеративной, группы; ничтожное участие генеративной группы, ответственной за пополнение популяции новыми семенными зачатками, и, как следствие, весьма низкий процент ювенильных растений, т. е. популяция, в основном вегетирует. Хотя, как известно, даже один клон может существовать довольно долго (Wells, 1994).

Исследование популяций *C. calceolus* в Эстонии (Kull, 1995a) показало, что амплитуда флуктуаций в сосняке составила около 90 побегов (143—231), т. е. эта величина была значительно выше, чем в Тверской и Мурманской областях. Таким образом, популяциям *C. calceolus* в разных частях ареала присущ динамизм, и численность популяций скачкообразно изменяется по годам, оставаясь в среднем на одном и том же уровне. Причины изменения численности, однако, различны. В Тверской обл., очевидно, высокая и стабильная репродукция ведет к высокому уровню проростков и ювенильных растений. Также увеличение численности может произойти в результате одновременного развития 2 почек возобновления на проксимальных концах корневища или пробуждения спящих почек на его удаленных участках. Несмотря на благоприятные возможности для развития, значительного увеличения численности не происходит. Несомненно, существуют и тормозящие факторы. Так, проростки и ювенильные растения — самые уязвимые группы в жизненных циклах многих растений, в том числе орхидных (Баталов, 1998), с наивысшим уровнем смертности. Также известно, что клоны, достигшие 20—40 см в диам., замедляют свое ветвление (Kull, 1999). Кроме того, и в средней полосе европейской части России существует угроза повреждения побегов. Но, вероятно, при этом страдают не осенние почки (побеги), а весенние: корневище в Тверской обл. располагается глубже, чем на севере, и осенью почки не видны у поверхности почвы. Напротив, заморозки в конце апреля, когда происходит активный рост побегов, возможно, сильно повреждают растения, что отражается на их численности. В Мурманской обл. и семенное, и вегетативное размножение происходят очень редко. Поэтому изменение численности можно считать результатом вторичного покоя и обмерзания почек.

Как и в Тверской обл., число генеративных побегов в эстонских популяциях очень сильно варьировало по годам, от 46 до 78, и процент цветущих побегов в популяции доходил до 60 (Kull, Kull, 1991; Kull, 1995b, 1998). Очевидно, регулярные флуктуации численности генеративных побегов — другая характерная черта, присущая популяциям *C. calceolus*. В центральных частях ареала главной причиной этих флуктуаций может быть высокая плата за цветение и плодоношение (cost of reproduction). Однако в исследованиях, ставивших цель выявить эту зависимость (Kull, 1998; Primack, Stacy, 1998), она не подтвердилась, хотя одним из признаков такого истощения является пропорциональное увеличение численности взрослых вегетативных растений при сходном уменьшении уровня генеративных. На севере численность генеративных побегов в популяциях *C. calceolus* контролируется температурой. Незначительное репродуктивное усилие (reproduction effort) не ослабляет клоны. Лишь в 1998 г. наблюдался переход вегетативных особей в генеративные, как это можно было бы ожидать в популяциях центра ареала.

Ряд авторов полагают, что поскольку биологические свойства вида (продолжительность онтогенеза, способы самоподдержания и т. д.) на протяжении ареала существенно не изменяются, то, возможно, у него есть единственный базовый спектр (Смирнова, 1987; Ценопопуляции..., 1988; Заугольнова, 1994). Анализ орхидных разных жизненных форм также позволяет выявить базовые спектры для конкретной жизненной формы (Vakhrameeva, Tatarenko, 1998). Возможно, в оптимальных условиях произрастания, например в центральной части ареала, популяции одного вида в разных местообитаниях имеют сходный базовый спектр. На границе распространения базовый спектр изменяется в зависимости от того, какой лимитирующий фактор сдерживает дальнейшее продвижение популяции. Так, на северной границе ареала существует 2 основных фактора, неблагоприятно воздействующих на популяции *C. calceolus* и ограничивающих его дальнейшее распространение к северу (Blinova, 2002), короткий и довольно холодный вегетационный сезон (температурный фактор) и недостаток (и даже отсутствие) специфических опылителей. Оба этих фактора приводят прежде всего к значительному сокращению числа генеративных побегов и ювенильных растений, именно поэтому так велика доля вегетативных побегов. Естественно, что при таких обстоятельствах базовый спектр этого вида на севере очень сильно отличается от спектра в центральной части (рис. 3). Причем можно найти и промежуточные варианты. Так, в Карелии вид был описан в сосняке с елью и березой травяном с *Geranium sylvaticum*, *Convallaria majalis*, *Pyrola rotundifolia*

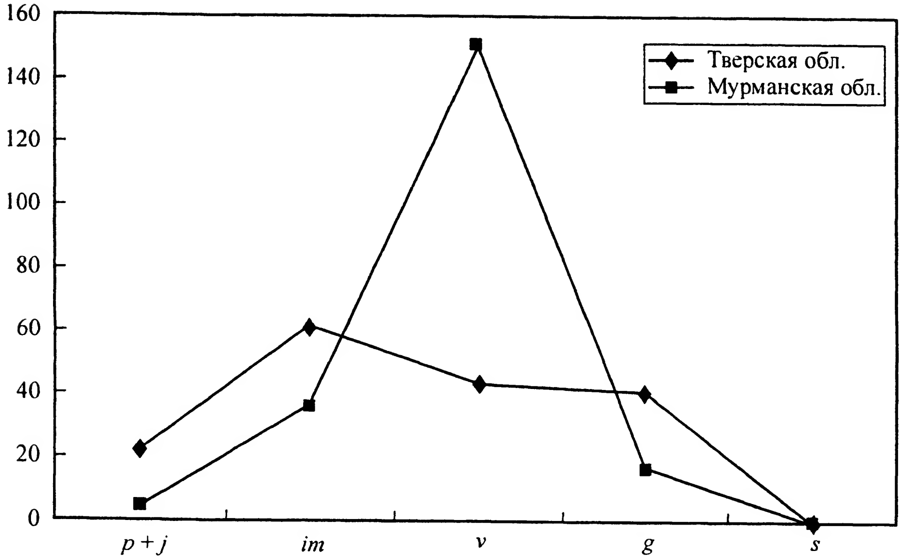


Рис. 3. Базовый спектр *Cypripedium calceolus* L. в Тверской и Мурманской областях. По горизонтали — онтогенетические группы, по вертикали — число побегов.

(Дьячкова и др., 1997; Дьячкова, 1998), т. е. фитогенотически очень близком к исследованным нами. Там спектр *C. calceolus* очень напоминал спектр этого вида в 1998 г. в Мурманской обл., когда после необычно теплого лета 1997 г. заметно возросло число генеративных побегов. В карельской популяции численностью 197 побегов молодые растения составляли третью часть, генеративные побеги — 24 %, а взрослые генеративные — 47 %.

Выводы

Исследованные популяции *Cypripedium calceolus* L. в центре ареала и на северной границе распространения — нормальные, полночленные, но различаются по онтогенетической структуре. В центральных популяциях доля всех онтогенетических групп высока и цветущих побегов в среднем 50 %; в северных популяциях доминируют вегетативные побеги (~70 %) при незначительном участии генеративных. В обеих популяциях происходят ежегодные флуктуации численности, не изменяющие, однако, формы онтогенетического спектра в каждом отдельном месте.

Базовый спектр *C. calceolus* L. изменяется на северной границе распространения этого вида по сравнению с центром ареала. Причиной этого являются лимитирующие экологические факторы (низкие температуры и недостаток специфических опылителей), препятствующие продвижению этого вида на север. Вероятно, подобные (или другие) лимитирующие барьеры должны существовать и вблизи других границ ареала вида, также видоизменяя базовый спектр, известный из центра ареала.

Благодарности

Идея детального изучения орхидных в Тверской обл. принадлежала Дементьевой С. М. (Тверской государственный университет). При проведении полевых работ в Тверской обл. помогали Кравчук О., Фоминых К., Сушкова У., Серейская О., Лапина Т., Усольцева С., Люпина Ю., Петрова Л. и Никитина С., техническая помощь была оказана администрацией д. Ильинское и с-за Черенцовский. Сотрудники лабо-

ратории флоры Полярно-Альпийского ботанического сада-института — Похилько А. А., Королева Н. Е. и Белкина О. А. — приняли активное участие в обсуждении данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баталов А. Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 15 с.

Блинова И. В. К вопросу об уточнении жизненной формы *Cypripedium calceolus* L. // Тр. IV молодежн. конф. ботаников С.-Петербурга, май 1991. Ботан. ин-т РАН. С.-Петербург, 1993. Ч. 2. С. 25—28. Деп. в ВИНИТИ 10.06.93 № 1622-В93.

Блинова И. В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства *Orchidaceae* Мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Блинова И. В. Особенности морфогенеза монокарпических побегов *Cypripedium calceolus* L. в Мурманской области // Тез. докл. межд. науч. конф. «Охрана и культивирование орхидей». Краснодар, 1998а. С. 23—25.

Блинова И. В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (*Orchidaceae*) Крайнего Севера // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 1. С. 85—94.

Быченко Т. М. Особенности биологии некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 20 с.

Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В., Быченко Т. М. Экологические характеристики некоторых видов евразиатских орхидных // Бюл. МОИП. 1994. Т. 99. № 4. С. 75—82.

Воробьева Е. Г., Москвичева Л. А. Материалы к биологии Венерина башмачка *Cypripedium calceolus* в Кандалакшском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 137—145.

Гавеман А. В. Почвы Калининской обл. // Природа и хозяйство Калининской обл. Калинин, 1960. С. 123—157.

Дементьева С. Ф. Особенности распространения видов растений семейства орхидные в районе Вышневолоцко-Новоторжского вала // Флора и растительность Южной тайги. Калинин, 1989. С. 6—13.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род башмачок (Венерин башмачок) // Биологическая флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 62—68.

Дьячкова Т. Ю. Структура ценопопуляций видов семейства *Orchidaceae* в Карелии // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1998. С. 87—97.

Дьячкова Т. Ю., Милевская С. Н., Скороходова С. Б. Распространение и состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) в заповеднике «Кивач» (Карелия) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 2. С. 90—96.

Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.

Иванова Е. В. Семейство *Orchidaceae* — Ятрышниковые, или Орхидные // Флора Сибири. *Araceae* — *Orchidaceae*. Новосибирск, 1987. С. 125—147.

Калмыкова В. Г. Рельеф Калининской обл. // Природа и хозяйство Калининской обл. Калинин, 1960. С. 82—122.

Мишкин Б. А. Флора Хибинских гор. М.; Л., 1953. 113 с.

Невский М. Л. О некотором своеобразии флоры и растительности Вышневолоцкого района Калининской обл. // Уч. зап. Калининск. гос. пед. ин-та. Калинин, 1956. Т. 20. С. 5—46.

Невский М. Л. Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. // Флора СССР. М.; Л., 1935. Т. 4. С. 598—711.

Орлова Н. И. Сем. *Orchidaceae* // Флора Мурманской области. М.; Л., 1954. С. 214—238.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюл. МОИП. 1969. Т. 74. № 1. С. 141—149.

Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюл. МОИП. 1975. Т. 80. № 2. С. 5—17.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 215 с.

Савина Г. И. Оплодотворение у *Cypripedium calceolus* // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 9. С. 1317—1322.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—208.

Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 205 с.

Смольянинова Л. А. *Orchidaceae* Juss. // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 10—56.

Татаренко И. В. Орхидные Приморского края: биология, экология, вопросы охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 24 с.

Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. 1969. Т. 74. № 1. С. 119—134.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношение / Под ред. Т. И. Серебряковой. М., 1977. 134 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т. И. Серебряковой, Т. Г. Соколовой. М., 1988. 184 с.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. Л., 1934. 378 с.

Широкова Н. С. Климат Калининской области // Природа и хозяйство Калининской обл., 1960. С. 123—157.

Anderson J. P. Anderson's Flora of Alaska and adjacent parts of Canada. Utah, 1974. P. 632—673.

Arditti J. Factors affecting the germination of orchid seeds // Bot. Rev. 1967. Vol. 33. N 1. P. 1—97.

Arditti J. Aspects of the physiology of orchids // Adv. Bot. Res. / Ed. by H. M. Woolhouse. London, 1979. Vol. 7. P. 422—677.

Averyanov L. V. The genus *Cypripedium* (*Orchidaceae*) in Russia // Lindleyana. 2000. Vol. 15. N 4. P. 197—221.

Blinova I. V. Die Entwicklung des Rhizoms und der Populationen von *Cypripedium calceolus* L. im Bezirk Twer (Kalinin) in Zentral Russland // Eurorchis. Utrecht, 1993. Bd 5. S. 95—105.

Blinova I. V. Sprossbildung einiger *Orchidaceae* der Kola-Halbinsel (Nordwest-Russland) // Flora. 2000. Bd 195. S. 35—44.

Blinova I. V. A northernmost population of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*): demography, flowering, pollination // Selbyana. 2002. Vol. 23(1). P. 111—120.

Burgeff H. Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. Jena, 1936. 312 s.

Cribb Ph. The genus *Cypripedium*. Portland, Oregon. The Royal Bot. Gardens, Kew, Timber Press. 1997. 301 p.

Harper J. L. Population biology of plants. London, 1977. 892 p.

Hultén E., Fries M. Atlas of North european vascular plants. Königstein, 1986. Bd 1. S. 538—588.

Irmisch T. Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig, 1853. Bd VIII. 82 s.

Kull T. Flowering and fruit set in Estonian populations of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) // Consortium Masingii / Ed. by K. Aaviksoo. Tartu, 1995a. P. 96—105.

Kull T. Genet and ramet dynamics of *Cypripedium calceolus* in different habitats // Abstracta Bot. 1995b. Vol. 19. P. 95—104.

Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 126. P. 27—38.

Kull T. Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. // J. Ecol. 1999. Vol. 87. P. 913—924.

Kull T., Kull K. Preliminary results from a study of populations of *Cypripedium calceolus* in Estonia // Population ecology of terrestrial orchids / Ed. by T. C. E. Wells, J. H. Willems. The Hague, 1991. P. 69—73.

Luer C. A. The native orchids of the United States and Canada excluding Florida. N. Y., 1975. P. 35—349.

Möller O. Die subterrane Innovation and der Wachstumszyklus einiger Erdorchideen // Die Orchidee. 1987. Bd 38. N 1. S. 13—21.

Moore D. M. Cypripedium L. // Flora Europaea. *Alismataceae* to *Orchidaceae* (*Monocotyledones*) / Ed. by T. G. Tutin et al. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 326.

Primack R., Stacy E. Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*): *an eleven-year experimental study of three populations* // Am. J. Bot. 1998. Vol. 85. N 12. P. 1672—1679.

Smreciu E. A., Currah R. S. Symbiotic germination of seeds of terrestrial orchids of North America and Europe // Lindleyana. 1989. Vol. 1. P. 6—15.

Stewart J. The conservation of European orchids // Nature and environment. Strassbourg, 1992. Vol. 57. 64 p.

Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V. Age structure of population of orchids with different life forms // Acta Univ. Bratislav. 1998. Vol. 20. N 37. P. 129—139.

Wells T. C. E. Population ecology of British terrestrial orchids // Proc. 14th World Orchid Conf. 1993. Edinburgh, 1994. P. 170—175.

Ziegenspeck H. Orchidaceae // Lebensgeschichte der Blütenpflanzen der Mitteleuropas / Ed. by O. von Kirchner et al. Stuttgart, 1936. Bd 1. Abt. 4. S. 2—555.

SUMMARY

Ontogenetic spectra in populations of *Cypripedium calceolus* L. are different in the central and northern parts of its range: in the central populations the rate of all ontogenetic groups is relatively high and flowering shoots average 50 %; in the northern populations, on the contrary, vegetative adults dominate (~70 %) whereas all other groups, including generatives, are represented moderately. Certain annual fluctuations happen in both populations, but they do not change a basic shape of the ontogenetic spectrum in each site. However, the characteristic spectrum of the center changes in the northernmost localities.

УДК 582 594.2-114(235.35)

© Т. М. Быченко

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСТОЯНИЯ ДВУХ РЕДКИХ ВИДОВ *CYPRIPEDIUM MACRANTHON* И *CALYPSO BULBOSA* (*ORCHIDACEAE*) В ПРИБАЙКАЛЬЕ

T. M. BYCHENKO. ONTOGENETIC CONDITIONS OF TWO RARE SPECIES *CYPRIPEDIUM MACRANTHON* AND *CALYPSO BULBOSA* (*ORCHIDACEAE*) IN BAYKAL AREA

Иркутский государственный педагогический университет
664011 Иркутск, ул. Нижняя Набережная, 6
Факс (395-2) 24-05-59
E-mail: mail@isttu.irk.ru
Поступила 10.11.2002

Даны биометрические показатели и характеристика онтогенетических состояний двух редких видов сем. *Orchidaceae* (*Cypripedium macranthon*, *Calypso bulbosa*), произрастающих на территории Ангаро-Саянского и Южно-Байкальского флористических районов.

Ключевые слова: онтогенез, жизненные формы, *Orchidaceae*, Прибайкалье.

На территории Восточной Сибири (Флора Сибири, 1987) произрастает 37 видов сем. *Orchidaceae* Juss. из 22 родов. На территории исследования — в Южном Прибайкалье, включающем Ангаро-Саянский (Иркутская обл.) и Южно-Байкальский (Республика Бурятия) флористические районы, произрастает 31 вид орхидных из 20 родов. В последнее время в связи с активным освоением этого региона, усилением рекреационной нагрузки на пригородные зоны, уничтожением естественных растительных сообществ представители этого семейства быстро выпадают из состава ценозов. Уже 16 видов из 31 включено в Красную книгу Иркутской обл. (2001). Между тем онтогенез многих видов орхидных умеренного климата изучен недостаточно. Нами (Быченко и др., 1989; Быченко, 1992, 1998, 1999) был исследован онтогенез 20 видов орхидных и отмечен ряд его особенностей, характерных для данной систематической группы растений. Особый интерес представляет изучение *Cypripedium macranthon* Sw. и *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, включенных в Красные книги РСФСР (1988) и Иркутской обл. (2001). Имеются сведения о ранних этапах онтогенеза *C. macranthon* (Куликов, Филиппов, 1991; Андронова, Евдокимова, 1999) и *C. bulbosa* (Виноградова, Филин, 1993; Vinogradova, Andronova, 2002; Куликов, 1997; Куликов, Филиппов, 1991). Данные о более поздних этапах развития этих видов фрагментарны.

Настоящая работа посвящена изучению отдельных этапов онтогенеза у двух вышеуказанных видов орхидных Прибайкалья, относящихся к разным жизненным формам.

Материал и методика

Исследования проводились с 1988 по 2002 гг. на территории Южного Прибайкалья, относящейся к южной части Средне-Сибирского плоскогорья, к Саяно-Байкальскому Становому нагорью, Прибайкальскому среднегорью, провинции гор Южной Сибири.

Объектами исследования служили виды орхидных природной флоры Байкальского региона. Изучение морфологии надземных и подземных органов на всех этапах онтогенеза орхидных проводилось преимущественно на живом материале. Онтогенетические состояния выделялись по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Уранов, 1967, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988, и др.). Выделены следующие онтогенетические состояния: *pl* — проростки, *j* — ювенильные, *im* — имматурные, *v v* — взрослые вегетативные и *g* — генеративные растения. Для описания каждого состояния исследовалось 10 и более особей. Представление о длительности каждого возрастного периода и онтогенеза в целом получали при наблюдении за растениями разного возраста на постоянных пробных площадках, заложенных с 1988 г.

Поскольку семена орхидных прорастают в верхнем слое почвы и проростки первые 2—3 года и более ведут подземный образ жизни, наблюдение за ними и исследование их морфогенеза в природных условиях (особенно подсчет) представляют значительные трудности, поэтому ранние этапы онтогенеза изучались на единичных экземплярах, а также по литературным данным. Также не выделялась группа сенильных и субсенильных особей, так как определение этих возрастных состояний основано главным образом на размерах и морфологии подземной части растений, а массовое выкапывание особей привело бы к уничтожению популяций редких и исчезающих видов орхидных Прибайкалья.

По признакам вегетативной сферы виргинильные и временно нецветущие генеративные особи достоверно не различаются, поэтому мы рассматривали их совместно в рамках одной группы взрослых вегетативных особей (*v v*). У короткокорневищного вида *C. macranthon* мы выделили группу молодых вегетативных (*v m*) особей, имеющих переходные черты от имматурных к взрослым вегетативным.

Для характеристики онтогенетических состояний использовали дополнительные биометрические показатели, дающие количественную характеристику морфологических, экологических и физиологических признаков видов. Данные статистической обработки биометрических показателей двух видов орхидных Прибайкалья *C. macranthon* и *C. bulbosa* приведены в табл. 1, 2.

Основными отличительными признаками онтогенетических состояний надземных органов орхидных являются: число жилок и листьев, высота побега и соцветия, число цветков в соцветии и другие; в подземной части — длина и толщина корневища, число псевдобульб, их размеры, число почек возобновления, а также число придаточных корней и их размеры (табл. 1, 2).

Результаты и обсуждение

В зависимости от типа жизненной формы качественные признаки онтогенетических состояний у изученных видов имеют специфическое морфологическое выражение (рис. 1, 2).

Cypripedium macranthon — многолетняя, поликарпическая, короткокорневищная трава с побегами, междоузлия которых различаются (рис. 1). Стебель с 3—5 зелеными широкоэллиптическими, заостренными листьями. Цветки в числе 1, редко 2, крупные, до 7.5 см шириной. Все листочки околоцветника светло-розовые, розовые, лилово-малиновые, пурпурно-фиолетовые или белые; боковые внутренние листочки широколанцетные или почти яйцевидные, к верхушке оттянутые, заостренные, плоские, по длине равны или немного короче губы, губа почти сферическая, с узким устьем; стаминодий сердцевидный, с острым концом. Завязь голая или рассеянно опушенная. Высота побега в условиях Южного Прибайкалья варьирует от 20.5 до 38 см. Цветет в июне. В районе исследования *C. macranthon* встречается в смешанных (хвойно-мелколиственных) и хвойных разнотравных умеренно-влажных лесах и их опушках, зарослях кустарников, лесных и горных лугах. На вырубках, на открытых местах страдает из-за весенних и раннелетних заморозков.

Распространен в восточных районах европейской части, на Урале, юге Сибири и Дальнем Востоке, п-ове Камчатка, Сахалине и Курильских островах (Аверьянов, 1999).

Западная граница сплошного распространения этого вида орхидных проходит вдоль западных предгорий Уральского хребта. Единичные местонахождения к западу от этой границы носят островной реликтовый характер (Аверьянов, 1999, 2000). В Южном Прибайкалье в местах совместного обитания 2 видов башмачков *Cypripedium macranthon* и *C. calceolus* L. наблюдается образование многочисленных межви-

ТАБЛИЦА 1

Биометрические показатели онтогенетических состояний *Cypripedium macranthon*

Показатели	$\frac{x}{\pm m}$	Онтогенетические состояния													
		j		*im*			*vm*			*vv*			*g*		
		min	max	$\frac{x}{\pm m}$	min	max	$\frac{x}{\pm m}$	min	max	$\frac{x}{\pm m}$	min	max	$\frac{x}{\pm m}$	min	max
Число зеленых листьев		1	2		2	3		3	4		3	5		3	5
Длина листа, см	$\frac{2.3}{0.2}$	1	4	$\frac{3.6}{0.2}$	2.0	5.0	$\frac{10.2}{0.7}$	5.3	14.5	$\frac{14.2}{0.4}$	11.0	17.5	$\frac{13.9}{0.5}$	10.0	18.5
Ширина листа, см	$\frac{0.6}{0.0}$	0.3	1.3	$\frac{1.0}{0.1}$	0.5	1.7	$\frac{3.6}{0.3}$	1.9	6.0	$\frac{6.4}{0.2}$	4.2	8.0	$\frac{7.6}{0.3}$	5.5	9.8
Число жилок		1	3		3	5		5	7		5	9		7	11
Высота побега, см	$\frac{1.9}{0.1}$	1	3.5	$\frac{3.6}{0.2}$	2.5	4.5	$\frac{11.4}{1.0}$	4.5	18.0	$\frac{19.3}{0.9}$	13.5	28.0	$\frac{29.5}{0.9}$	20.5	38.0
Число цветков														1	2
Длина корневища, см		0.5	1		1	2			3			3.5			4.5
Толщина корневища, см		0.1	0.15		0.1	0.15		0.15	0.2		0.3	0.4			0.7
Число придаточных корней		1	4		4			12			25			25	
Длина придаточных корней		1	3.3		3			5.5			9.5			9.5	21.5
Толщина придаточных корней, см		0.1	0.15			0.15			0.2		0.2			0.2	
Глубина залегания корневища, см		1.0	2.0		1.0	2.5	$\frac{2.3}{0.5}$	1.0	3.0	$\frac{2.9}{0.5}$	2	4.5	$\frac{3.9}{0.7}$	2.0	5.0
Длина почек возобновления, см							$\frac{2.5}{0.5}$	1.0	3.3	$\frac{3.0}{0.3}$	2.0	3.5	$\frac{3.4}{0.1}$	3.2	3.3
Ширина почек возобновления, см							$\frac{0.5}{0.1}$	0.3	0.7	$\frac{0.8}{0.04}$	0.7	0.9	$\frac{0.8}{0.04}$	0.7	0.8
Число почек возобновления		1			1			1	2		1	2		2	5

Примечание. Здесь и в табл. 2: *x* — среднее значение показателя, ±*m* — отклонение среднего значения.

ТАБЛИЦА 2

Биометрические показатели онтогенетических состояний *Calypso bulbosa*

Показатели	Онтогенетические состояния									
	j			*im*	*vv*			*g*		
	$\frac{x}{\pm m}$	min	max	$\frac{x}{\pm m}$	$\frac{x}{\pm m}$	min	max	$\frac{x}{\pm m}$	min	max
Число зеленых листьев		1		1		1			1	
Длина зеленого листа, см	$\frac{2.3}{0.1}$	2.2	2.5	$\frac{2.8}{0.1}$	$\frac{3.8}{0.2}$	3.0	4.5	$\frac{4.7}{0.2}$	4.0	6.5
Ширина зеленого листа, см	$\frac{1.1}{0.1}$	1.0	1.2	$\frac{1.6}{0.1}$	$\frac{2.7}{0.4}$	1.5	4.3	$\frac{3.0}{0.2}$	2.0	4.0
Число жилок		3		5		5	7		7	12
Высота генеративного побега, см								$\frac{16.6}{1.0}$	10	20
Длина черешка листа, см Число псевдобульб					$\frac{2.7}{0.4}$	1.5	4.3	$\frac{3.3}{0.4}$	1.4	4.7
Длина псевдобульбы, см		1	2	2		2			1	4
Ширина псевдобульбы, см	$\frac{0.9}{0.1}$	0.8	1.0	$\frac{1.1}{0.1}$	$\frac{1.4}{0.1}$	0.9	2.3	$\frac{1.7}{0.1}$	1.0	2.2
Число придаточных корней	$\frac{0.5}{0.03}$	0.5	0.6	$\frac{0.6}{0.1}$	$\frac{0.7}{0.1}$	0.4	1.0	$\frac{0.9}{0.1}$	0.5	1.3
Длина придаточных корней, см		1	2	3		1	4		2	5
Ширина придаточных корней, см	$\frac{2.3}{0.1}$	2.2	2.4	$\frac{3.3}{0.1}$	$\frac{4.6}{0.4}$	3.3	5.5	$\frac{4.7}{0.3}$	2.8	5.5
	0.15			0.15	$\frac{0.2}{0.01}$	0.15	0.2	$\frac{0.2}{0.01}$	0.15	0.2
Длина почек возобновления, см	$\frac{0.3}{0.1}$	0.2	0.4	$\frac{0.3}{0.1}$	$\frac{0.5}{0.04}$	0.2	0.7	$\frac{0.6}{0.05}$	0.4	0.9
Ширина почек возобновления, см	$\frac{0.1}{0.03}$	0.1	0.15	$\frac{0.2}{0.1}$	$\frac{0.2}{0.02}$	0.1	0.3	$\frac{0.2}{0.02}$	0.15	0.4

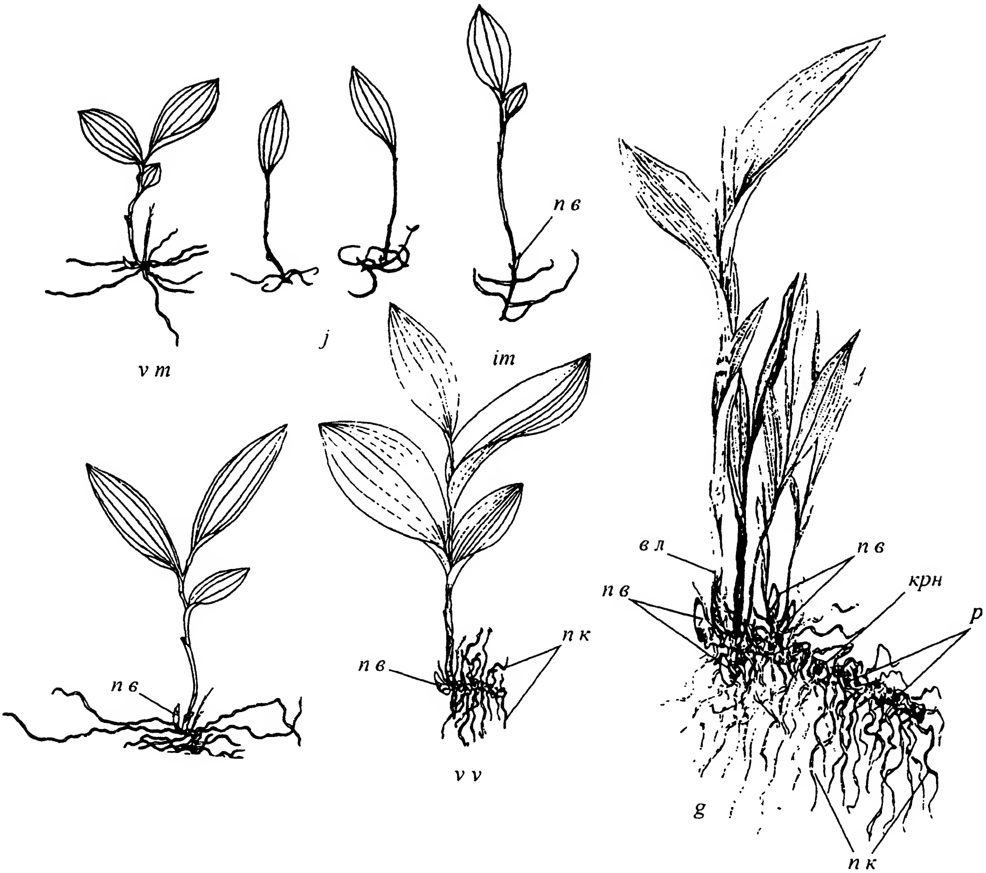


Рис. 1. Растения *Cypripedium macranthon* на разных стадиях онтогенеза (по: Быченко, 1992).

Стадии: *j* — ювенильная, *im* — имматурная, *v m* — вегетативная молодая, *v v* — взрослая вегетативная, *g* — генеративная; *в л* — влагалищные листья, *крн* — корневище, *п в* — почка возобновления, *п к* — придаточные корни, *р* — рубцы от отмерших побегов.

довых гибридов, имеющих самые различные переходные формы (Быченко и др., 1989). При этом исключительное разнообразие в окраске цветков создавалось участием в гибридизации разновидности *C. macranthon* башмачка крупноцветного белоцветкового (*C. macranthon* Sw. var. *album*). Завязываемость семян у гибридных форм в естественных условиях колеблется при самоопылении от 100 % до 0 (Аверьянов, 1999). Представители рода *Cypripedium* L. относятся к видам с затрудненным прорастанием семян in vitro (Куликов, Филиппов, 1991; Андронова, Евдокимова, 1999).

Calypso bulbosa — многолетняя, поликарпическая, корневищная трава, на каждом побеге которой одно или несколько междоузлий утолщены, а некоторые узлы расставлены. Стебель с одним развитым прикорневым черешковым продольно складчатым, зимне-зеленым листом. В основании стебля формируется псевдобульба — специфический запасающий орган, состоящий из одного или нескольких утолщенных междоузлий. Псевдобульба развивается во мху или под слоем опада из листьев, хвои, шишек; на свету имеет зеленый цвет и кроме запасающей функции выполняет также фотосинтетическую функцию. Такой орган характерен для большинства эпифитных, тропических орхидей (Аверьянов, 2000). Генеративный побег в условиях Прибайкалья достигает в высоту 10—20 см. Растение имеет 1, очень редко 2 (Лукс, 1965)

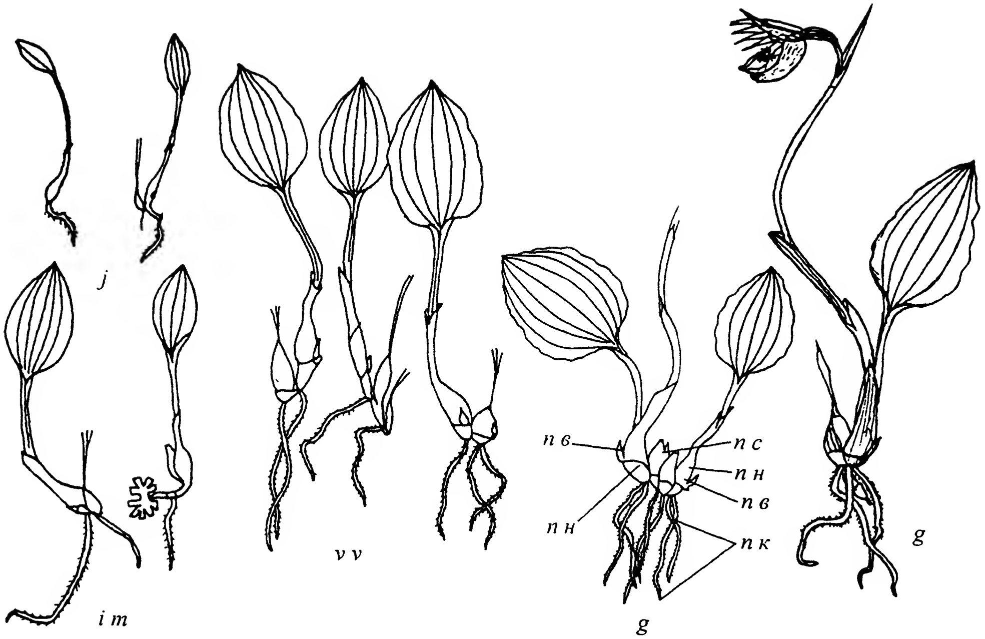


Рис. 2. Растения *Calypso bulbosa* на разных стадиях онтогенеза (по: Быченко, 1992).
Остальные обозначения те же, что и на рис 1.

светло-розовых поникающих цветка. Цветет в мае. В условиях Южного Прибайкалья *C. bulbosa* предпочитает влажные зеленомошные хвойные леса, переносит незначительное осветление.

Характеристика онтогенетических состояний *Cypripedium macranthon*

Латентный период (*sm*). Семя (весом 1 мкг, 1.0—1.3 мм дл. и 0.2—0.26 мм шир.) состоит из яйцеобразного зародыша (0.2 мм в диам.), семенной кожуры коричневого цвета, содержащей симбиотические грибы. При прорастании семени семенная кожура разрывается и появляется волчкообразной формы протокорм — своеобразный проросток на ранней стадии развития.

Прегенеративный период. Протокорм (*pl*) обычно развивается на глубине 3 см в местах с относительно стабильной почвенной влажностью, под поваленными стволами деревьев, кустами. Его прорастание успешно проходит под лиственным опадом в дерново-лесной супесчаной почве с pH 7.05—7.5 (Быченко, 1992). Основание протокорма конусообразное, в базальной части заостряющееся, ось протокорма изогнута, имеются отдельные эпидермальные волоски. На апексе побега закладывается 1-й зеленый лист, затем вскоре — 2-й. Первый утолщенный корень появляется в нижней части основания 1-го листа на 1-й год развития, а 2-й корень появляется в основании 2-го листа — на 2-й год. Ось протокорма представляет собой приподнимающееся короткое корневище с чешуевидными листьями, которое затем переходит к горизонтальному росту и образует над почвой 1-й одно или двулистный побег. По-видимому, подземное развитие проростка длится 2—4 года. Максимально оно может продолжаться до 8—10 лет, как это отмечено, например, для *Cypripedium calceolus* (Ziegenspeck, 1936).

После отмирания первого главного побега начинается симподиальный рост. В культуре in vitro у *C. macranthon* наблюдается формирование нескольких точек роста, что доказывает тенденцию протокорма к вегетативному размножению (Андронова и др., 2000).

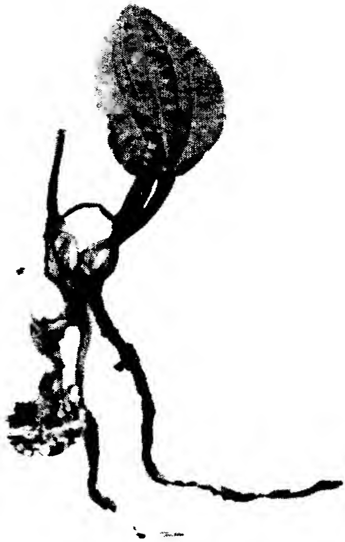


Рис. 3. Внешний вид *Calypso bulbosa* с коралловидным телом.

Ювенильные растения (*j*) (табл. 1) имеют 1—2 зеленых листа с 1—3 жилками. В пазухе чешуевидных листьев находятся почки (1-го листа — почка возобновления 0.3 см дл., 2-го листа — спящая почка). Высота побега в среднем 1.9 см, диаметр 0.1 см. Длина корневища 0.5—1.0 см, число придаточных корней 1—4, длина корня 1.0—3.3 см, ширина 0.15 см. Корни растут несколько лет, втягивая растение все глубже в почву, где лучше режим влажности. Направление роста корневища — гетеротропное, ветвление — монохазиальное. По литературным данным, описываемое онтогенетическое состояние достигается на 5-й год и длится 2—3 года. Изученные экземпляры растений не имели более одного надземного побега, т. е. вегетативного разрастания на данной стадии не наблюдается.

Имматурные растения (*im*). Высота побега 3.6 см, диаметр 0.2 см, длина междоузлий на стебле 1.6 см, длина корневища увеличивается до 1—2 см, толщина до 0.5 см, число корней от 4 и больше, длина корня больше 3 см. Растения имеют 2—3 зеленых листа с 3—5 жилками, длина листа в среднем 3.6 см, ширина 1.0 см. Почка возобновления к середине сентября достигает 1 см в длину, ветвление побегов — монохазиальное, направление роста — гетеротропное. Продолжительность данного состояния 2—4 года. Все изученные экземпляры растений имели один побег.

Молодые вегетативные (*v m*) растения имеют 3 зеленых листа, число жилок 5—7, средняя длина листа 10.2 см, ширина 3.6 см, высота побегов 11.4 см, диаметр 0.4 см, длина корневища 3 см, толщина 0.2 см, число придаточных корней 20, длина корня 5.5 см, толщина 0.2 см. Число и длина корней варьирует в зависимости от почвенных условий, глубина залегания корневища 2.5—3 см. Ежегодно формируется 2 почки: одна спящая, другая дает начало новому побегу на следующий год. Продолжительность данного периода 2—4 года. Ветвление монохазиальное, направление роста гетеротропное. Все изученные экземпляры имели не более одного побега.

Взрослые вегетативные (*v v*) растения имеют 3—5 листьев, с 5—9 жилками, длина листа в среднем 14.2 см, ширина 6.4 см, высота побега 19.3 см, диаметр 0.5 см, длина корневища 3.5 см, толщина 0.3—0.4 см, число придаточных корней около 25. Длина корня в среднем 9.5 см, число рубцов на корневище 7—14. Продолжительность данного периода 2—3 года. Ветвление побегов монохазиальное, направление роста гетеротропное, ежегодно формируются 2 почки: одна спящая, другая — почка возобновления. Более одного побега не наблюдалось.

Генеративные растения (*g*) имеют 3—5 зеленых листьев с 7—11 жилками, длина листа в среднем 13.9 см, ширина 7.6 см, высота побега 29.5 см, диаметр 0.6 см, длина корневища 4.5 см, ширина 0.7 см, число придаточных корней 25, длина корня варьирует от 9.5 до 21.5 см, ширина 0.2 см. В зависимости от почвенных условий корневище может залегать с 27 рубцами на 20-сантиметровом корневище, а придаточные корни сохранялись в самых старых его частях. Абсолютный возраст корневища, например у *Cypripedium calceolus*, может достигать 22—25 лет (Серебряков, 1952).

Растения с коротким корневищем имеют длинные, отходящие в стороны придаточные корни, а с длинным корневищем (в хорошо аэрируемых почвах) — короткие корни. Глубина залегания корней — 5—15 см, большинство корней не ветвятся, растут несколько лет, кончик корня имеет желтый цвет, корневые волоски полностью отсутствуют. В генеративной стадии наблюдается ди- и монохазиальное ветвление с

5—6 побегами на одном корневище (рис. 1). Так образуется куртина, нередко имеющая до 10 побегов, обычно куртина с 2—3 побегами имеет возраст около 20 лет (Быченко, 1992). Распад куртины видов рода *Cypripedium* на партикулы происходит в течение длительного времени (Врищ, 1983; Кулль, 1986), следовательно, вегетативное разрастание этого вида нельзя считать интенсивным. Годовой прирост корневища в условиях Южного Прибайкалья — 0.5—0.6 см, по данным Н. Л. Полынцевой и др. (1986), — 0.4—0.5 см. Почка возобновления закладывается каждый год у основания ортотропной части побега. Развивается очень медленно, достигая к осени 3—4 мм. На 2-й год после образования молодых придаточных корней в базальной части, она имеет длину в среднем 3.4 см, ширину 0.8 см (осенью). Спящие почки несколько лет остаются живыми и медленно растут, лишь в отдельные годы они развиваются и тогда корневище ветвится. Обычно в природных условиях Прибайкалья *C. macranthon* зацветает на 15—18-й год после прорастания семян. Продолжительность онтогенеза этого вида около 30—40 лет. В популяциях *C. macranthon*, так же как и у башмачка настоящего (*C. calceolus*), мы обнаружили растения разных возрастных групп как с ортотропным, так и плагиотропным корневищем. Полиморфизм подземных органов связан с физико-химическими свойствами почвы (механическим составом, аэрированностью и т. д.).

Характеристика онтогенетических состояний *Calypso bulbosa*

Латентный период (*s m*). Семена мелкие, около 0.01 мм в длину, с рыхлой сетчатой семенной кожурой, лишены эндосперма. Основными запасными веществами зрелого зародыша являются крахмал и жир (Yeung, Law, 1992 : цит. по Андроновой, 1997). Наиболее благоприятным субстратом для прорастания семян этого вида, по нашим наблюдениям, является гниющая древесина или хвойно-лиственный опад, которые обеспечивают стабильную влажность, более высокую температуру и отсутствие освещения.

Прегенеративный период. По литературным данным (Виноградова, 1999; Виноградова, Филин, 1993; Vinogradova, Andronova, 2002), протокорм (*p1*) представляет собой конусовидное беловатое тело без ризоидов, длиной около 1 мм, с двумя беловатыми чешуями. В базальной части протокорма содержится крахмал и клубочки грибных гифов. На более поздней стадии развития апикальная часть протокорма двухлопастная, на лопастях располагаются апексы побегов, ризоиды 1—2 мм длиной концентрируются у концов лопастей. На этой стадии можно наблюдать несколько меристематических бугорков, прикрытых чешуйками. Следовательно, симподиальное ветвление у калипсо луковичной начинается не после появления первого зеленого листа, как у большинства орхидных, а уже на стадии протокорма. Возникновение большого числа почек на протокорме сближает калипсо с некоторыми тропическими орхидеями, но в отличие от них «почкование» протокорма калипсо в природе не происходит и в результате из одного семени возникает одно растение. Подземное развитие около 2 лет (Виноградова, Филин, 1993).

Ювенильные растения (*j*) (рис. 2) имеют один овальный лист с 3 жилками, длина листа 2.3 см, ширина 1.1 см. Первые 2 междоузлия стебля, расположенные над корнем, утолщены до 0.9 см, имеют длину 1.7 см, покрыты сверху пленчатыми влагалищными листьями, в пазухе каждого листа расположены почки. Корень с густыми короткими волосками обычно отходит от утолщенного основания наземного побега (псевдобульбы), длина корня 2.3 см, ширина 0.15. Ветвление побегов монохазиальное, направление роста гетеротропное, число спящих почек 2—3, почка возобновления имеет длину 1.3, ширину 0.1 см. Вегетативного размножения на этой стадии развития не наблюдается.

У некоторых ювенильных особей сохранялся протокорм (рис. 2), который был расположен ниже корня, имел 6—9 лопастей и достигал 0.7—1 см ширины. В некоторых случаях он может сохраняться, не разрастаясь, в течение 2—3 лет, исчезая обычно на 3—4-й год наземного существования растения, что можно считать особенностью вида. В редких случаях отмечены особи более старших возрастных групп с сохранившимся coralловидным протокормом (рис. 3). На одном из таких крупных протокормов (до 2 см шир.) обнаружено 3 побега: 2 генеративных и 1 вегетативный. На подобные структуры у *Calypso bulbosa* обращали внимание неоднократно, причем вопрос о функции этого кораллловидного органа до сих пор остается открытым (Лукс, 1977; Виноградова, Филин, 1993). Вероятно, его роль заключается в возможности формирования максимально крупных и жизнеспособных надземных побегов (Виноградова, 1999). По нашим наблюдениям, образование кораллловидного тела у особей *Calypso bulbosa* чаще обнаруживается в местах, где снижена конкуренция с другими видами (вдоль обочины дорог и лесных тропинок), а почва более плотная (Быченко, 1999).

Имматурные растения (*im*) имеют 1 овальный лист с 5 жилками, длиной 2.8 см, шириной 1.6 см. Молодая псевдобульба имеет длину 1.1 см и толщину 0.6 см. От псевдобульбы отходит 1—2 корня, длиной 3.3 см, шириной 0.5 см, почки (2—3) расположены в пазухах влагалищных листьев, длина почки возобновления 0.3 см, ширина 0.2 см. Иногда на псевдобульбах обнаруживаются «глазки» — резервные почки вегетативного размножения. Ветвление побегов монохазиальное, направление роста гетеротропное, вегетативное размножение не обнаружено.

Взрослые вегетативные (*v v*) растения имеют один зеленый овальный с волнистыми краями лист, выделяющимися 5—7 жилками, длина листа 3.8 см, ширина 2.7 см. Длина молодой псевдобульбы 1.4 см, ширина 0.7 см, а от каждой псевдобульбы отходит 1—2 корня, средняя длина 4.6 см, ширина 0.2 см, число почек 2—3, длина почки возобновления 0.5 см, ширина 0.2 см. Ветвление монохазиальное. Иногда у вегетативных особей сохраняется 2—3 и более старых псевдобульб, расположенных цепочкой ниже молодой и связанных между собой коротким корневищем (рис. 2).

Генеративные растения (*g*) имеют высоту побега 10—20 см. Лист одиночный, широко яйцевидный с заостренной пластинкой, волнистыми краями, сверху темно-зеленый, снизу с фиолетовым оттенком, средняя длина листа 4.7 см, ширина 3 см, число жилок 9—15 и более. Основание побега имеет продолговатую или яйцевидную молодую псевдобульбу, длиной 1.7 см, шириной 0.9 см, сверху покрытой 2—3 пленочными листовыми влагалищами. Цветонос одиночный с цветком, расположенным в пазухе узкого лепестковидного розового прицветника. Число псевдобульб у генеративных особей может варьировать от 1 до 4, число корней — 2—5, причем от каждой пседобульбы отходит не более 1—2 корней, длиной 4.7 см, толщиной 0.2 см. Длина почки возобновления 0.6, ширина 0.2 см, число почек 2—3, расположены в пазухах влагалищных листьев. Ветвление побегов ди-, монохазиальное (часто встречаются особи с несколькими молодыми псевдобульбами) и очень редко, когда просыпаются все 3 почки возобновления, наблюдается плейохазиальное ветвление. Вегетативное разрастание отмечено у 10% генеративных особей. Если учесть, что проросток развивается под землей около 2 лет, то от прорастания семени до первого цветения проходит 8—10 лет.

Заключение

Таким образом, наши исследования подтверждают данные других авторов (Вахрамеева, Денисова, 1983, и др.), что для определения онтогенетических состояний растений можно использовать надземные органы (число листьев и их размеры, число жилок, площадь листовой поверхности и т. д.), что немаловажно при изучении редких и исчезающих видов растений в их естественных местах произрастания. Применение биометрических показателей позволяет выявить корреляцию между отдельными признаками в ходе онтогенеза растений.

Биометрические показатели на протяжении онтогенеза меняются непрерывно (табл. 1, 2) и могут быть описаны одновершинной кривой, максимум которой приходится на диапазоны онтогенетических состояний от взрослых вегетативных до старых генеративных особей. В наибольшей степени плавность переходов между онтогенетическими состояниями выражена у корневищных орхидей с длинными ползучими побегами. Высокая степень вегетативной подвижности, отсутствие дискретности в подземных органах между парциальными побегами разного возраста делают возрастные признаки весьма условными, но в то же время выделение онтогенетических состояний у многих видов оказывается удобным для изучения особенностей их ценопопуляций.

Продолжительность отдельных фаз онтогенеза зависит как от жизненной формы растения, так и от эколого- фитоценотических и погодных условий (особенно в условиях резко континентального климата Южного Прибайкалья).

Короткокорневищный вид *C. macranthon* характеризуется крайне низким процентом завязывания плодов (5—7 %, а в некоторые годы 1 %), более продолжительным подземным развитием протокорма, по-видимому, высоким процентом гибели особей на данной стадии, поздним зацветанием, продолжительным генеративным периодом и большей длительностью онтогенеза по сравнению с *Calypso bulbosa*, а следовательно, очень низким процентом ювенильных особей и накоплением в популяции генеративных побегов. Возрастные спектры этого вида имеют в различных ценозах явно правосторонний характер (Быченко, 1992). Даже у видов одной жизненной формы и одного рода период от прорастания семени до цветения может сильно варьировать. Например, *C. calceolus* в более благоприятных условиях может зацвести на 6—8-й год, а в менее благоприятных — на 10—16-й год; особи *C. macranthon* в природных условиях зацветают только на 15—18-й год. Для *C. macranthon* и *C. bulbosa* характерны перерывы в цветении, особенно после года массового цветения или после засухи в год закладывания почек возобновления. Способность к вегетативному разрастанию отсутствует у ювенильных и имматурных особей и появляется у взрослых вегетативных и генеративных. Интенсивность вегетативного разрастания выше у *C. bulbosa* по сравнению с малоподвижным видом *C. macranthon*.

В целом онтогенетическое состояние взрослых групп (*v v* и *g*) *C. macranthon* и *C. bulbosa* длится значительно дольше, чем молодых (*j* и *im*), что отражается на демографической структуре ценопопуляций этих видов.

Численность популяций *C. macranthon* и *C. bulbosa* на территории исследования повсеместно резко сокращается. Эти виды неустойчивы при понижении уровня грунтовых вод, вырубке древостоя, выпасе скота, рекреационной нагрузке, беглых низовых и верховых пожарах, раннем сенокошении (до созревания плодов), сборах на букеты и сборах с целью культивирования (Быченко, 1998). Они могут быть сохранены только в естественных местах произрастания в особо охраняемых природных территориях (заповедниках, ботанических заказниках и памятниках природы). Для каждой конкретной ценопопуляции растений следует разрабатывать конкретные охранные мероприятия с учетом их эколого-биологических особенностей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Род башмачок — *Cypripedium* (*Orchidaceae*) на территории России // Turczaninowia. 1999. Т. 2. № 2. С. 5—40.

Аверьянов Л. В. Орхидные (*Orchidaceae*) Средней России // Turczaninowia. 2000. Т. 3. № 1. С. 30—53.

Андронова Е. В. Эмбриогенез орхидных // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 1997. Т. 2. С. 544—556.

Андронова Е. В., Евдокимова Е. Е. Завязываемость семян и проблемы размножения видов и гибридных форм представителей рода *Cypripedium* (*C. macranthon* Sw., *C. ventricosum* Sw., *C. calceolus* L. *C. guttatum Sw.*, *C. shanxiense* S. F. Chen) // Матер. Междунар. конф. «Охорона і культивування орхідей». Киев, 1999. С. 24—25.

Андронова Е. В., Куликов П. В., Филиппов Е. Г., Васильева В. Е., Батыгина Т. Б. Проблемы и перспективы семенного размножения in vitro орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 2000. Т. 3. С. 513—524.

Быченко Т. М. Особенности биологии некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 20 с.

Быченко Т. М. Устойчивость некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья к антропогенным воздействиям // Проблемы сохранения биоразнообразия. Чтения памяти проф. М. М Кожова. Новосибирск, 1998. С. 148—150.

Быченко Т. М. Эколого-фитоценотическая характеристика орхидных Южного Прибайкалья // Матер. Междунар. конф. «Охорона і культивування орхідей». Киев, 1999. С. 38—40.

Быченко Т. М., Виноградова И. О., Цепляева О. В., Вишневская Т. В. Орхидные «Березового острова» (Иркутская область) и необходимость их охраны // Проблемы современной биологии. Тр. 20-й науч конф. мол. ученых биол. ф-та МГУ. М., 1989. Ч. 1. С. 58—62.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В. Ятрышники (пальчатокоренники) пятнистый и Фукса // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983. Ч. 2. С. 12—16.

Виноградова Т. Н. Варианты развития первого побега надземных орхидных в естественных условиях // Матер. Междунар. конф. «Охорона і культивування орхідей». Киев, 1999. С. 41—42.

Виноградова Т. Н., Филин В. Р. О жизненной форме, протокормах и корневищах *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т 98. Вып. 2. С. 61—73.

Врищ Д. Л. Размножение видов рода *Cypripedium* L. // Матер. Всесоюз. конф. «Охорона і культивування орхідей». Киев, 1983. С. 38—41.

Красная книга РСФСР / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М., 1988. 590 с.

Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения / Под ред. А. М. Зарубина. Иркутск, 2001. 200 с.

Куликов П. В. Биологические особенности, воспроизведение и динамика популяций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) на Среднем Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып 5 С. 61—67.

Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Прорастание семян и развитие проростков in vitro у некоторых орхидных умеренной зоны // Экология и интродукция растений на Среднем Урале. Свердловск, 1991 С. 39—43.

Кулль Т. В. Вегетативное размножение *Cypripedium calceolus* L. в естественных условиях // Матер. Всесоюз. конф. «Охрана и культивирование орхидей». М., 1986. С. 12—14.

Лукс Ю. А. О явлении двухцветковости *Calypso bulbosa* (L.) Oakes // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 2. С. 1741—1745.

Лукс Ю. А. Семейство *Orchidaceae* // Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР. Л , 1977.

Полынцева Н. Л., Утемова Л. Д., Амельченко В. П , Игнатенко Н. А., Агафонова Г. И. Башмачок крупноцветковый — *Cypripedium macranthon* Sw. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 7—17.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950 Вып. 6. С. 7—204.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952 391 с.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С 3—8.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34

Флора Сибири. *Araceae—Orchidaceae* Новосибирск, 1987. 246 с

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Vinogradova T. N., Andronova E. V. Development of orchid seeds and seedlings // Orchid biology: review and perspectives / Ed. by T Kull and J. Arditi. Dordrecht—Boston—London, 2002 Vol. 8. P. 167—234.

Ziegenspeck H Orchidaceae // Lebensgeschichte Blütenpflanzen Mitteleuropas 1936. Bd 1. Pt 4 740 s.

SUMMARY

Biometrical parameters, figures and characteristics of the ontogenetic conditions are given for two rare species *Cypripedium macranthon* Sw. and *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, growing in Angara-Sayan and Southern-Baykal floristic regions.

УДК 577 4+630*

Бот журн , 2003 г , т. 88. № 6

© **А. С. Алексеев, А. Р. Сорока**

АНАЛИЗ ДОЛГОВРЕМЕННЫХ ТЕНДЕНЦИЙ РОСТА *PINUS SYLVESTRIS* НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

A. S. ALEKSEEV, A. R. SOROKA. ANALYSIS OF THE LONG-TERM TRENDS OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) GROWTH IN THE NORTH-WESTERN KOLA PENINSULA

Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия
194021 С.-Петербург, Институтский пер., 2

Поступила 04 02.2002

Изучены долговременные (более 300 лет) тенденции роста *Pinus sylvestris*, произрастающей на границе своего ареала на северо-западе Кольского п-ова (Мурманская обл.). Основу анализа составляют дендрохронологические данные о ширине 16954 годичных слоев 175 деревьев за период с 1660 по 1992 гг. Для изучения процессов роста совокупности деревьев в зависимости от состояния внешней среды обитания использован специальный метод удаления возрастного тренда из дендрохронологических рядов, что позволило провести биологическую индикацию возможных региональных изменений климата. С применением методов регрессионного и дисперсионного анализов показано наличие достоверной тенденции к увеличению прироста деревьев *P. sylvestris* на данной территории за более чем 300-летний период при одновременном увеличении его изменчивости. Построены кривые хода роста по диаметру древостоев в 1660—1799, 1800—1899 и 1900—1992 гг. и проведен их сравнительный анализ. Изучены колебания прироста.

Ключевые слова: дендрохронология, радиальный прирост, *Pinus sylvestris*, потепление климата, загрязнение атмосферы

В последнее время отмечаются значительные изменения в состоянии окружающей среды, которые могут оказывать непосредственное влияние на скорость роста и пространственное распространение основных лесообразующих пород. Прежде всего это возможные антропогенные изменения климата и загрязнение атмосферы. Подавляющее большинство авторов склонны считать, что происходит потепление климата в связи с накоплением в атмосфере газов, прежде всего углекислого газа и метана вследствие сжигания все возрастающего количества топлива органического происхождения. Таким образом, возможное изменение климата оказывается связанным с глобальным круговоротом углерода (Будыко, 1977; Антропогенные изменения климата..., 1987; Кондратьев, 1987; Колебания климата..., 1988; Борисенков, Кондратьев, 1988; Парниковый эффект..., 1989; Глобальное потепление..., 1993; и др.). Автором основной гипотезы об изменении климата в сторону потепления под воздействием антропогенных выбросов двуокиси углерода является М. М. Будыко. Наряду с ней существуют гипотезы о возможном изменении климата в сторону похолодания (Глобальное потепление..., 1993; Горшков, 1995), однако ее сторонники находятся в меньшинстве.

Теоретически повышение концентрации двуокиси углерода в атмосфере как основная причина парникового эффекта вместе с потеплением должно приводить к интенсификации процесса фотосинтеза у древесных растений и, как следствие, к увеличению продуктивности лесов. Однако в современных условиях леса подвергаются воздействию не только парникового эффекта. Существуют локальные, региональные и глобальные загрязнения атмосферы, действующие в противоположном направлении и скрывающие эффект потепления и увеличения концентрации углекислого газа (Гудериан, 1979; Смит, 1985; Загрязнение воздуха..., 1988; Лесные экосистемы..., 1990; Влияние промышленного..., 1990; Алексеев, 1990, 1991, 1993, 1997; Aerial pollution..., 1993; Ярмишко, 1997).

При выявлении долговременных тенденций роста древесных растений могут быть использованы данные постоянных пробных площадей, таксации насаждений в процессе лесоустройства за ряд последовательных интервалов времени и дендрохронологического анализа (Growth trends, 1996). Эти методы имеют свои достоинства и недостатки. Постоянных пробных площадей с длительным, регулярным наблюдением за процессами роста очень мало как в России, так и за рубежом. Интервал времени, который охватывают такие наблюдения, достаточно ограничен, существуют лишь единичные пробные площади с наблюдениями более 80—100 лет. Материалы последовательных лесоустройств также ограничены во времени, кроме этого возникает очень сложная проблема сопоставимости данных, полученных в разные периоды времени, так как очень значительно изменялись инструкции, методы и правила лесоинвентаризации, вплоть до изменений в расчетных формулах и применяемых при таксации лесов нормативно-справочных документах. На этом фоне достаточно выигрышно выглядят данные о росте древостоев древесных растений, получаемых при дендрохронологическом анализе. Однако и они имеют известные ограничения, важнейшим из которых является проблема удаления из дендрохронологического ряда возрастного тренда. Кроме этого, на радиальный прирост деревьев сильно влияет история их роста, определяемая прежде всего конкуренцией с соседями. Однако эти ограничения могут быть успешно устранены, во-первых, с помощью специального метода представления и анализа дендрохронологических данных и, во-вторых, специального выбора объектов исследования.

Для решения поставленной задачи имеются следующие принципиально важные характеристики изучаемых древостоев *P. sylvestris*.

1) Если потепление климата будет иметь место, то предполагается, что это произойдет в первую очередь и наиболее явно в высоких широтах (Будыко, 1977; Myneni et al., 1997). Поэтому древостои *P. sylvestris*, расположенные на северо-западе Кольского п-ова (Мурманская обл.), в первую очередь смогут испытать на себе эти изменения и именно здесь они могут быть выявлены ранее, чем где-нибудь в другом месте.

2) В данном географическом районе проходит граница распространения *P. sylvestris* как биологического вида. Известно, что на границе своего ареала биологический вид наиболее чувствителен к вариациям факторов среды обитания, особенно лимитирующих. На северной границе ареала *P. sylvestris* рост древостоя лимитируют прежде всего суровые климатические условия, поэтому даже незначительное их улучшение может иметь результатом существенное изменение прироста, которое может быть достоверно зафиксировано в этом регионе.

3) В изучаемом регионе имеются абсолютно разновозрастные древостои, что является необходимым условием успешного удаления возрастного тренда из рядов дендрохронологических данных методом экологической реконструкции.

4) Во многих случаях изучаемые древостои имеют низкую полноту и даже представляют собой отдельно стоящие деревья, что ослабляет взаимное влияние (затенение, переплетение корней и т. д.) их друг на друга (Ловелиус, 1979, 2000; Работнов, 1983).

5) Изучаемые древости *P. sylvestris* длительное время находятся в климаксовом или суб-климаксовом состоянии. Причиной сукцессионных смен растительности на данной территории может быть восстановительная, послепожарная динамика, которая может влиять на продуктивность изучаемых лесных экосистем (Горшков, 2001).

6) Сосновые леса изучаемого региона никогда не были объектом хозяйственной деятельности, о чем косвенно свидетельствует наличие экземпляров возрастом 300 и более лет, поэтому здесь полностью отсутствует ее влияние на динамику роста деревьев, которое имеет такое большое значение для стран Европы и так сильно затрудняет там выявление тенденций роста.

Материал и методика

Исследовали *P. sylvestris* на северо-западе Кольского п-ова (Мурманская обл.). Кольский п-ов занимает северо-восточную часть Балтийского щита, представляющего собой выступ кристаллического фундамента Русской платформы (Перевозчикова, 1971). Наши исследования проводились преимущественно в центральной и западной частях полуострова, где наиболее характерным рельефом являются горные массивы с плоскими вершинами, часто разделенные депрессиями и окруженные холмистой равниной. Отложения последнего (валдайского) оледенения, состоящие из супесей и суглинков (реже песков и глин) со щебнем и валунами, покрывают всю территорию (Ярмишко, 1997).

Исследуемый район принадлежит к Атлантико-Арктической зоне умеренного климатического пояса. Характерны продолжительная, но относительно мягкая зима, поздняя весна, сравнительно теплая осень и короткое прохладное лето (Яковлев, Козлова, 1971; Раменская, 1983). Среднегодовая температура воздуха по многолетним данным составляет +0.5 °С, среднегодовое количество осадков 424 мм. Вегетационный период длится 90—110 сут со средней температурой воздуха в течение периода с июня по август 11.7 °С и величиной среднемесячных осадков 584 мм.

Почвы района относятся к северо-таежным подзолистым, развивающимся на хорошо водопроницаемых сильнозавалуненных супесчаных грубозернистых моренных водно-ледниковых отложениях. В условиях хорошего дренажа на эллювии коренных пород под сосновыми лесами с хорошо развитыми травяно-кустарничковым и мохово-лишайниковым ярусами развиваются иллювиально-гумусово-железистые подзолы (Влияние промышленного..., 1990).

Изучаемая территория является однородной по рельефу, климату, почвам, растительности, гидрологии и др. Леса изучаемой территории относятся к лесотундре (Влияние промышленности..., 1990). Благодаря превышению количества осадков над испарением территория относится к зонам с избыточным увлажнением. Вследствие небольшой мощности почв, близости подстилающей породы, всхолмленности рельефа и обилия водотоков, а также малого числа дней со штилем ландшафт характеризуется высокой степенью подвижности природных вод и атмосферы и как следствие — высокой степенью самоочищения (Глазовская, 1983), которая препятствует значительному накоплению загрязнителей.

Исследованы древостои *P. sylvestris* на 17 пробных площадях (ПП), расположенных в окрестностях пос. Никель (к северо-западу от поселка — ПП 1—8, к югу — 9, к северу — 10, к северо-востоку — 11—14) и г. Заполярный (к юго-востоку от города — 15, 16, к северо-востоку — 17) (табл. 1). Для получения сопоставимых данных пробные площади подобраны в наиболее типичных и близких между собой типах леса — сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошно-лишайниковый и сосняк чернично-вороничный.

В основу анализа положены экспериментальные данные о погодичной динамике ширины годичных колец деревьев *P. sylvestris*. Радиальный прирост деревьев широко используется при решении различных природоохранных задач (Kairiukstis, 1981; Methods of Dendrochronology..., 1990; Tree Ring..., 1992; Ваганов и др., 1996; Хьюс и др., 1999).

Всего изучено 175 деревьев. Годичные слои распределены по возрастным группам следующим образом: 0—20 лет — 3523 слоя, 21—40 лет — 2920, 41—60 лет — 2052, 61—80 лет — 1664, 81—100 лет — 1373 и старше 101 года — 5422 слоя.

Класс повреждения древостоев определялся по общепринятой при проведении мониторинга лесов методике (Алексеев, 1997; Manual on methodologies..., 1994): 1 — здоровое дерево, 2 — поврежденное (ослабленное) дерево, 3 — сильно поврежденное (сильно ослабленное) дерево, 4 — отмирающее дерево, 5 — свежий сухостой, 6 — старый сухостой.

Образцы древесины отбирались у учетных деревьев в виде кернов с помощью бурава Пресслера на высоте 1.3 м на всех пробных площадях. Ширина годичных колец измерялась с точностью до 0.015 мм, результаты измерений в виде дендрохронологических рядов после проверки заносились в компьютерную базу данных для последующего удаления возрастного тренда методом экологической реконструкции.

Для удаления возрастного тренда в рядах радиального прироста использован метод экологической реконструкции ростового процесса (Алексеев, 1997). Основной единицей информации для анализа в этом случае является ширина отдельного годичного кольца с двумя временны́ми характеристиками: возрастом дерева, на котором он

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика древостоев *Pinus sylvestris* на пробных площадях, расположенных на северо-западе Кольского п-ова (г. Заполярный и пос. Никель)

№ пробной площади	Расстояние от населенного пункта, км	Средние значения			Полнота	Класс повреждения	Число кернов
		высота, м	диаметр, см	возраст, лет			
1	5.0	12	16	100	0.4	3.08	11
2	7.0	10	18	120	0.5	3.70	14
3	7.0	19	18	120	0.3	3.53	12
4	9.0	18	20	120	0.4	2.53	12
5	12.0	12	14	100	0.5	2.19	11
6	28.0	16	22	160	0.6	1.65	4
7	50.0	12	14	60	0.6	1.50	13
8	78.0	20	18	170	0.5	1.96	11
9	3.0	16	22	120	0.1	3.65	6
10	8.0	12	36	140	0.2	2.82	10
11	2.0	14	18	120	0.6	4.19	4
12	12.5	16	26	150	0.4	3.24	6
13	15.0	10	10	60	0.4	1.93	14
14	22.5	12	14	80	0.5	1.37	11
15	10.0	14	18	180	0.1	2.51	4
16	12.0	9	10	50	0.7	1.45	19
17	8.0	8	13	30	0.5	1.35	13

образовался, и календарным годом его отложения. В статистических расчетах участвует информация о каждом годовом слое каждого дерева, что позволяет более полно использовать дендрохронологические данные и повысить статистическую достоверность получаемых результатов.

Суть метода заключается в том, что для выявления тенденций в росте дендрохронологические данные о ширине годичных колец, образовавшихся на разных деревьях, будут сгруппированы по возрастным группам с учетом календарного года их образования. В том случае, если древостой разновозрастный, возникает возможность сравнить радиальный прирост, образовавшийся на деревьях одного и того же возраста, но в разные календарные годы. Это дает возможность полностью и объективно удалить из анализа влияние на динамику радиального прироста такого важного фактора, как возраст. Выявленный в результате анализа тренд обусловлен совокупностью факторов внешней среды. В дальнейшем данные о ширине годичных колец, образовавшихся в разные календарные годы у разных деревьев, объединялись и анализировались по 6 возрастным группам: 0—20, 21—40, 41—60, 61—80, 81—100 и более 100 лет соответственно. Анализ по классам возраста, равным 20 годам для хвойных, является общепринятой методикой в лесной таксации и лесоустройстве.

При анализе тенденций роста совокупности деревьев *P. sylvestris* во времени применялись методы регрессионного и дисперсионного анализов (Алексеев, 1997).

Результаты и обсуждение

Результаты анализа изменений среднего радиального прироста и дисперсии по 20-летним интервалам времени для 6 возрастных групп *P. sylvestris* представлены на рис. 1, 2. Дополнительно проведенный дисперсионный анализ показал статистическую достоверность установленных тенденций к увеличению радиального прироста деревьев *P. sylvestris* при 99%-м уровне доверительной вероятности.

Из рис. 1 видно, что наиболее достоверно средний по 20-летним интервалам времени радиальный прирост увеличился у младших возрастных групп с возрастами 0—20, 21—40 и 41—60 лет, где коэффициенты детерминации для линейных трендов составляют 71, 81 и 68 % соответственно. Для старших возрастных групп с возрастами 61—80, 81—100 и более 101 года установленные тенденции к увеличению радиального прироста, как указывалось выше, также статистически достоверны, но коэффициенты детерминации линейных трендов в этих случаях ниже и составляют 39, 30 и 30 % соответственно, что тем не менее свидетельствует о наличии достаточно высокой (средней или умеренной) степени зависимости прироста от времени (Шмидт, 1984).

По данным рис. 2 можно заключить, что наряду с увеличением среднего радиального прироста со временем происходит увеличение также и его изменчивости, которое выражается в росте дисперсии радиального прироста вокруг среднего значения для всех возрастных групп со следующими достаточно высокими значениями коэффициентов детерминации: 0—20 лет — 46, 21—40 лет — 76, 41—60 лет — 62, 61—80 лет — 49, 81—100 лет — 38 и более 101 года — 56 %. Причем в данном случае не наблюдается зависимости тесноты связи дисперсии радиального прироста и времени от возраста деревьев.

При изучении долговременных тенденций роста *P. sylvestris* явного влияния антропогенного воздействия на величину радиального прироста сосновых древостоев Кольского п-ова не было выявлено. Возможно, это объясняется тем фактом, что влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных воздействий на данный регион приурочено к строительству и началу работ на горно-металлургическом комбинате в 1950 г., следовательно, мощная антропогенная нагрузка имеет место лишь последние 50 лет. Во-вторых, как видно из табл. 1, число модельных деревьев, расположенных на расстоянии 5 км и ближе от источника выбросов, составляет 21 дерево из 175, или 12 %, остальные модельные деревья расположены на расстоянии более 7 км.

Анализ соотношения приростов поврежденных (с баллом состояния 2.6—4) и неповрежденных (с баллом состояния 1—2.5) деревьев за период времени с 1960 по 1992 г., результаты которого представлены на рис. 3, показывает отсутствие систематического падения прироста поврежденных деревьев. В возрастной группе 0—20 лет отношение приростов колеблется около единицы, в группе 21—40 лет прирост поврежденных деревьев с 1970 г. выше, чем у неповрежденных, в группе 41—60 лет в 1960—1980 гг. прирост поврежденных деревьев ниже, а затем выше, чем у неповрежденных, в группе 61—80 лет прирост поврежденных деревьев бóльшую часть анализируемого периода был ниже, чем неповрежденных, однако стал выше в последние годы, в группе 81—100 лет прирост поврежденных деревьев в начале периода был выше, чем у неповрежденных, затем стал незначительно ниже, и, наконец, в возрастной группе старше 100 лет радиальный прирост поврежденных деревьев бóльшую долю времени превосходил прирост неповрежденных деревьев.

Объяснения факта отсутствия систематического влияния на радиальный прирост повреждения кроны деревьев могут быть следующие: во-первых, оценка жизненного состояния деревьев проводилась в год отбора кернов, т. е. в последний год анализируемого периода, поэтому состояние деревьев в предыдущие годы могло быть другим. Однако сравнение радиального прироста поврежденных и неповрежденных деревьев в последний и предыдущий годы анализируемого периода также не показывает систематического падения прироста поврежденных деревьев. Во-вторых, специальный детальный анализ зависимости радиального прироста от класса повреждения деревьев показал, что существенное падение прироста имеет место только при сильных повреждениях кроны деревьев, с потерей 30—60 % хвои, при меньших повреждениях кроны прирост может не снижаться, а иногда и возрастать, что связано с наличием у деревьев механизма компенсации потери хвои (Алексеев, 1993; Озолиничюс, 1996).

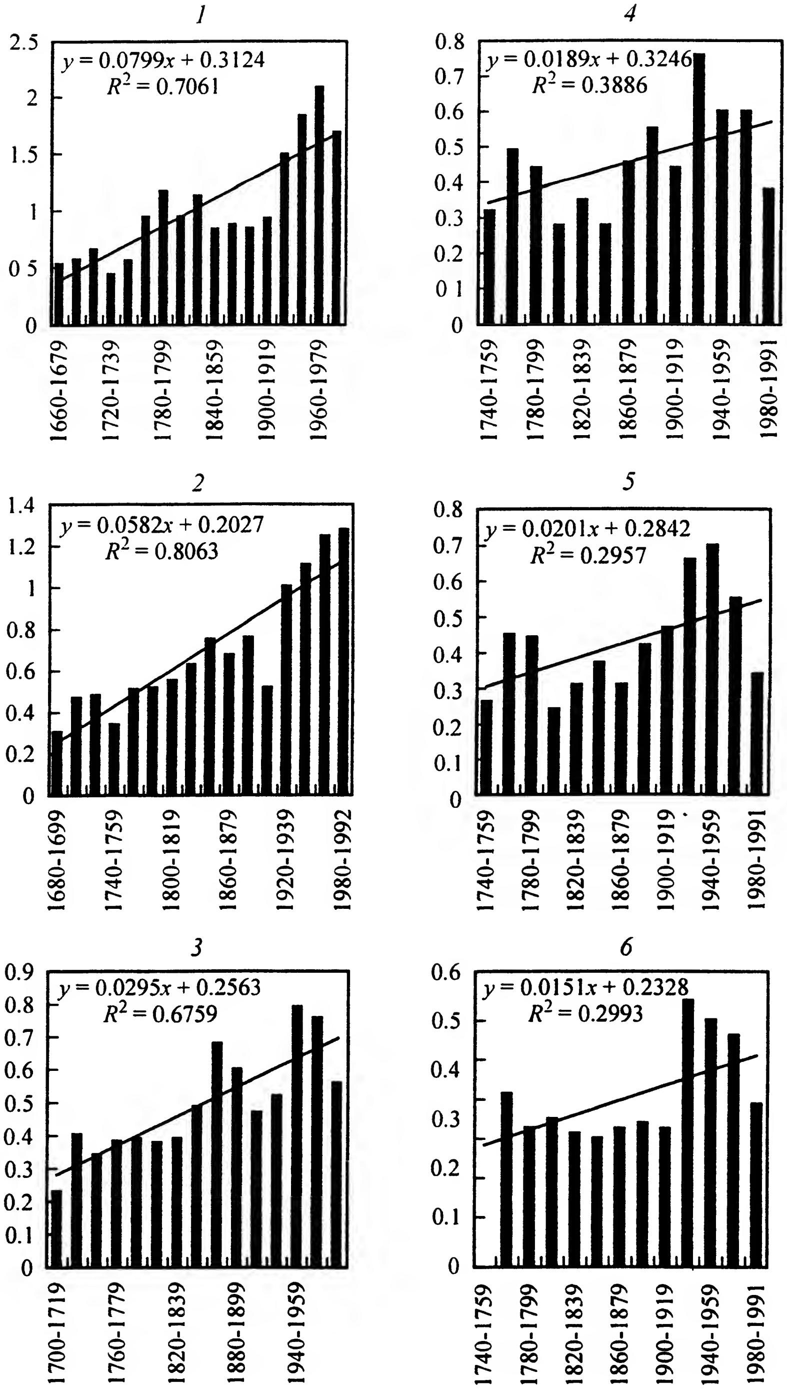


Рис. 1. Средний радиальный прирост деревьев *Pinus sylvestris* в возрастных группах по 20-летним интервалам.

1 — 0—20 лет, *2* — 21—40, *3* — 41—60, *4* — 61—80, *5* — 81—100 лет, *6* — >101 года. По горизонтали — периоды времени, годы; по вертикали — радиальный прирост, мм.

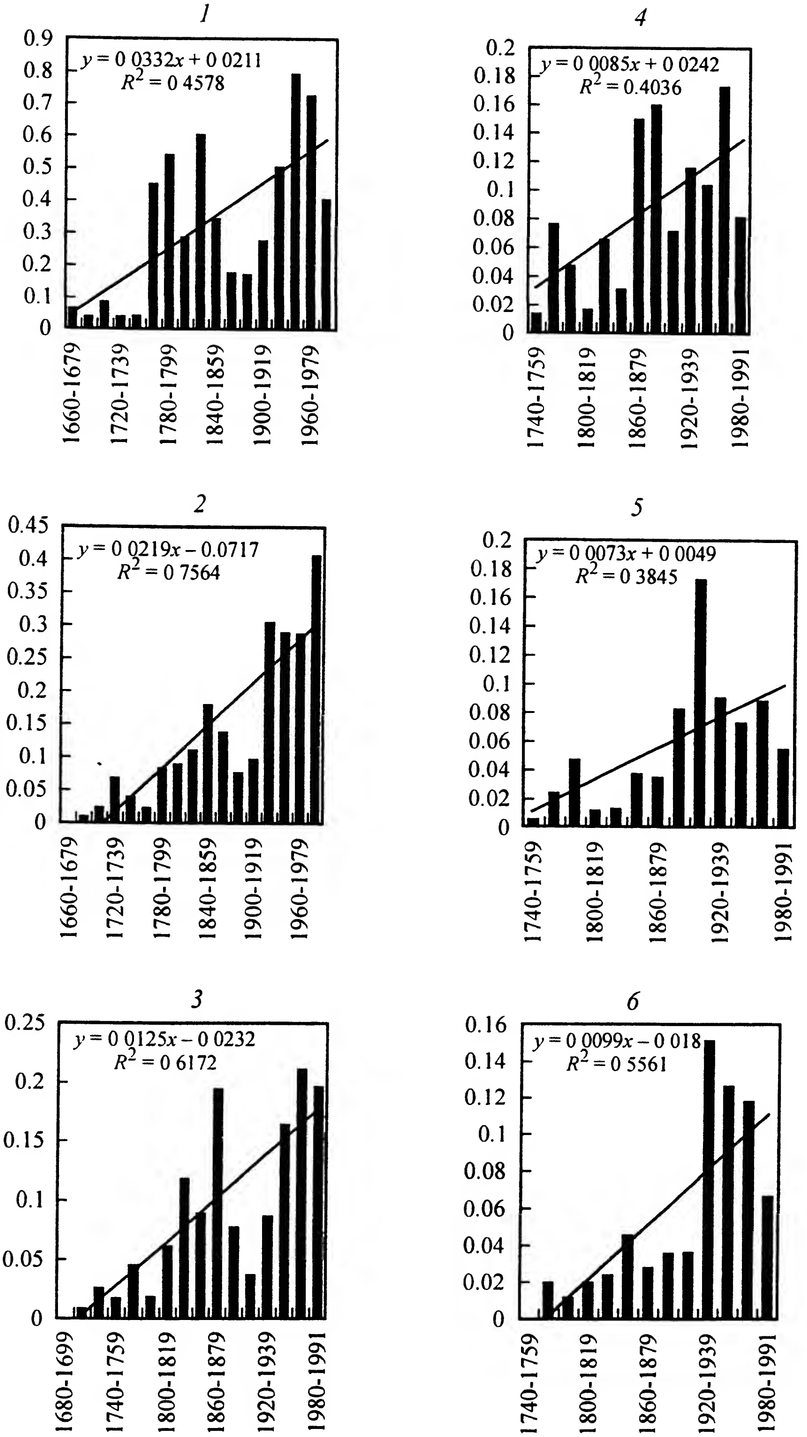


Рис. 2. Динамика изменчивости радиального прироста древостоев *Pinus sylvestris* в возрастных группах по 20-летним интервалам.

1 — 0—20 лет, *2* — 21—40, *3* — 41—60, *4* — 61—80, *5* — 81—100 лет, *6* — >101 года. По вертикали — дисперсия радиального прироста. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

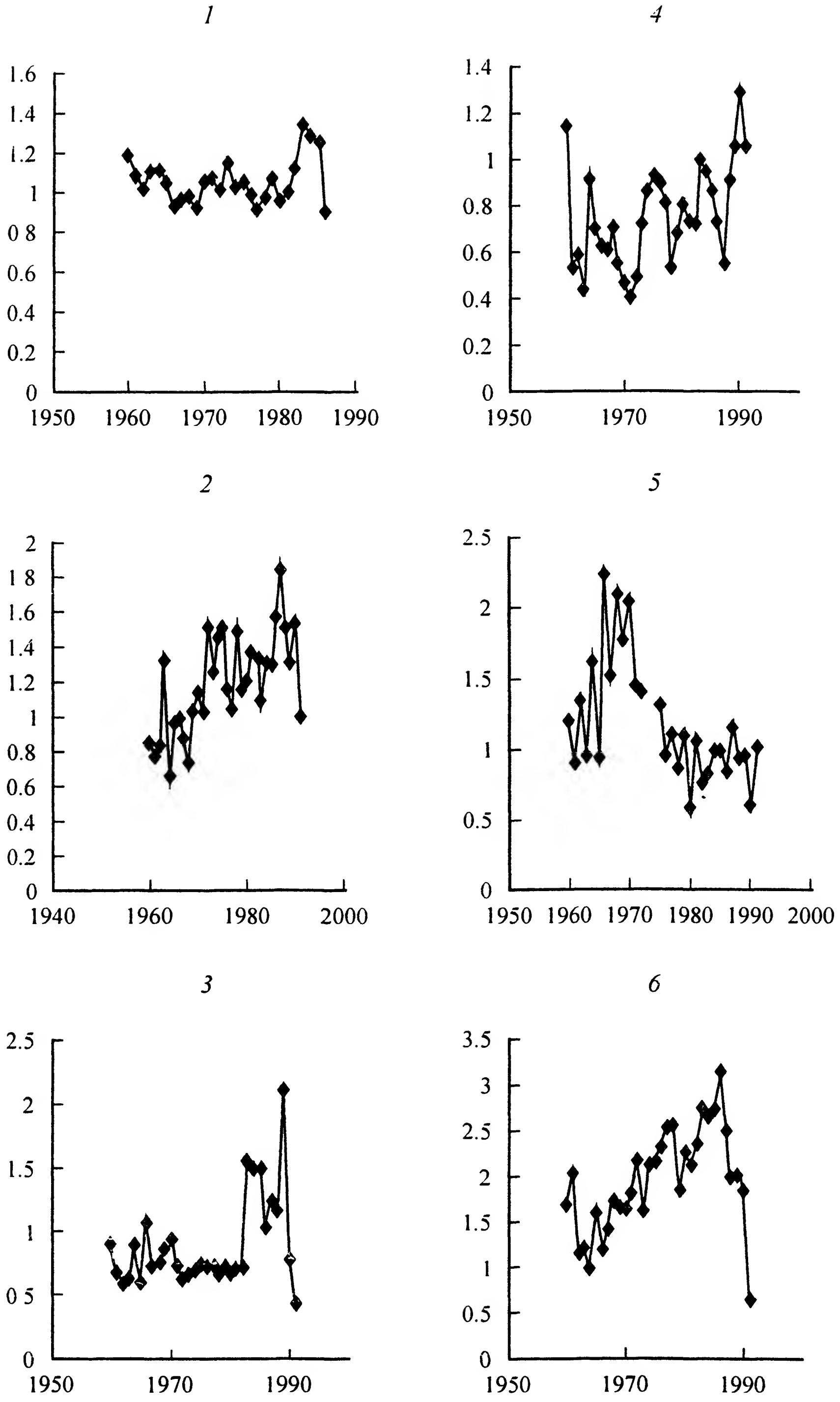


Рис. 3. Отношения величин радиальных приростов поврежденных и неповрежденных деревьев *Pinus sylvestris* в возрастных группах.

1 — 0—20 лет, *2* — 21—40, *3* — 41—60, *4* — 61—80, *5* — 81—100 лет, *6* — >101 года По горизонтали — годы, по вертикали — отношение приростов

ТАБЛИЦА 2

Итоги дисперсионного анализа изменений радиального прироста древостоев *Pinus sylvestris* на северо-западе Кольского п-ова по трем периодам времени: 1660—1850, 1851—1950 и 1951—1992 гг.

Возрастные группы, лет	Средний прирост, мм			Дисперсия, мм^2		
	1660—1850 гг.	1851—1950 гг	1951—1992 гг	1660—1850 гг	1851—1950 гг	1951—1992 гг.
0—20	0.87 1.00	1.16 1.33	2.06 1.78	0.38 1.00	0.44 1.16	0.70 1.59
21—40	0.53 1.00	0.81 1.53	1.26 1.56	0.08 1.00	0.21 2.65	0.35 1.67
41—60	0.37 1.00	0.58 1.57	0.70 1 21	0.06 1.00	0.11 1 83	0.21 1.91
61—80	0.37 1.00	0.54 1.46	0.53 0.98	0.05 1.00	0.13 2 60	0.15 1.15
81—100	0.35 1.00	0.51 1.46	0.50 0 98	0.03 1.00	0.11 3.67	0.08 0 73
>100	0.27 1.00	0.39 1 44	0.43 1.10	0.02 1 00	0.09 4.50	0.11 1.22

Примечание. Над чертой приведены абсолютные значения, под чертой — значения относительно предыдущего периода времени Все различия величин средних значений и дисперсий статистически достоверны при уровне доверительной вероятности не менее 95 %, кроме незначительного снижения среднего прироста в возрастных группах 61—80 и 81—100 лет в последнем периоде по сравнению с предыдущим

Данные о долговременной динамике радиального прироста деревьев *P. sylvestris* интересно сравнить с информацией о наиболее известных и значительных климатических флуктуациях прошлого, каковыми являются малый ледниковый период, который имел место приблизительно в 1430—1850 гг., и последовавшее за ним потепление с максимумом в 1930-х гг. (Борисенков, 1982; Лосев, 1985; Cannell, 1995). В связи с этим интересно сравнить данные о величине и изменчивости радиального прироста последних десятилетий. Для выполнения этой задачи был проведен дисперсионный анализ, весь массив данных был разбит на 3 части, соответствующие указанным выше периодам времени: первый период включает в себя данные о приросте с 1660 по 1850, второй — с 1851 по 1950 и третий — с 1951 по 1992 г. Результаты сравнения средних значений ширины годичных колец и их изменчивости приведены в табл. 2.

Из них следует, что средний радиальный прирост в столетие, следующее за малым ледниковым периодом, вырос во всех возрастных группах на 33—57 %. В следующем периоде средний прирост в 4 возрастных группах из 6 вновь увеличился (от 10 до 78 %) и остался постоянным в остальных 2, причем в младших возрастных группах увеличение было даже бóльшим, чем в предшествующий период. Этот факт может свидетельствовать о продолжении процесса потепления климата. Увеличение среднего радиального прироста древостоев *P. sylvestris* сопровождалось ростом его изменчивости, характеризуемой дисперсией (табл. 2). Изменчивость прироста особенно сильно (до 16—450 %) возросла по окончании малого ледникового периода. В следующем периоде изменчивость прироста снова увеличилась во всех возрастных группах (на 15—91 %), кроме одной — 81—100 лет, для которой установлено достоверное снижение изменчивости (на 27 %).

По результатам этого анализа можно сделать вывод о том, что в последние десятилетия, особенно в младших возрастных группах вплоть до 60 лет включительно, радиальный прирост был больше, чем во время периода последнего потепления с максимумом в 1930-х годах. Об этом также свидетельствуют данные, приведенные на рис. 1, из которых видно, что средний радиальный прирост последнего десятилетия для этих возрастных групп выше, чем в 1920—1939 гг. Таким образом, при переходе от второго периода времени к третьему наблюдалась явная тенденция к увеличению прироста, хотя и не такая очевидная, как при переходе от малого ледникового периода к периоду последнего потепления, когда происходило увеличение прироста во всех возрастных группах одновременно.

Для более детального анализа и прогноза величины среднего годичного прироста деревьев *P. sylvestris* проводилось одновременное изучение тенденций его изменения и колебаний на более коротком интервале времени — в течение последнего столетия. При одновременном изучении динамики прироста и режима его колебаний использовалась нелинейная аппроксимация данных с помощью следующей формулы, являющейся суммой линейного тренда и гармонических колебаний с линейно зависимой от времени амплитудой:

$$p\,(t) = (xt + y) + \sum \left[(z_i\, t) \times \cos\left(\frac{2\,\pi t}{T_i} - v_i \right) \right],$$

где $p(t)$ — радиальный прирост в году t, мм; x, y — параметры линейного тренда, x — скорость изменения прироста во времени (увеличения при положительном знаке и уменьшения при отрицательном), мм/год; y — аппроксимация радиального прироста в начальном году временного ряда, мм; z_i — скорость роста амплитуды i-ой гармонической составляющей колебаний радиального прироста во времени, мм/год; T_i, v_i — период и начальная фаза i-й гармонической составляющей колебаний радиального прироста соответственно.

Приведенная формула является прямым обобщением обычной формулы, с помощью которой вариация прироста во времени представляется как сумма некоторого постоянного среднего и ряда гармонических колебаний с постоянными амплитудами (Kairiukstis, 1981). Результаты такого анализа представлены в табл. 3 и на рис. 4.

Из данных табл. 3 видно, что динамика и колебания радиального прироста деревьев *P. sylvestris* достаточно хорошо описываются суммой линейного тренда и одной гармонической составляющей. Только для возрастной группы 61—80 лет использованы две гармонические составляющие, вторая из них является кратной первой (с меньшей амплитудой и во столько же раз большей частотой колебаний). Коэффициент детерминации кривых был высоким (62—77 %) во всех возрастных группах, кроме одной (81—100 лет), где он составил 39 %.

Во всех возрастных группах, кроме одной, выявлена линейная тенденция увеличения среднего годового прироста на 0.005—0.016 мм в год и амплитуды колебаний на 0.002—0.007 мм. Только в возрастной группе 81—100 лет такая тенденция отсутствует и динамика радиального прироста представляет собой гармонические колебания вокруг среднего значения, равного 0.61 мм с амплитудой 0.159 мм.

С помощью построенных уравнений возможен прогноз величины среднегодового радиального прироста *P. sylvestris* на перспективу, так, для двух младших возрастных групп и группы 81—100 лет к 2005 г. ожидается увеличение прироста выше значений 1960-х гг., для возрастных групп 41—60 и 61—80 лет ожидается увеличение прироста, но к этому же году он не достигнет значений 1960-х гг., и только у возрастной группы старше 100 лет ожидается снижение прироста к 2005 г., имеющее циклическую природу.

В целом результаты данного анализа подтверждают полученные ранее выводы о наличии двух тенденций в динамике радиального прироста. Первая — рост его величины, оцениваемой средним значением, и вторая — рост погодичной изменчивости прироста, оцениваемой по дисперсии или амплитуде колебаний. Это может свидетельствовать о том, что имеющая место тенденция к увеличению прироста еще не стабильна во времени, находится в переходном режиме и подвержена колебаниям. Однако сам факт роста амплитуды колебаний радиального прироста деревьев *P. sylvestris* в последние десятилетия говорит о том, что в окружающей среде происходят существенные изменения.

ТАБЛИЦА 3

Результаты анализа динамики среднего годичного радиального прироста деревьев *Pinus sylvestris* и режима его колебаний за период 1900—1992 гг

Возрастная группа	Характеристики линейного тренда		Характеристики колебательных составляющих прироста				Коэффициент детерминации R^2, %
	x, мм/год	y, мм	z, мм/год	T, лет	v	число гармоник	
0—20	0.016	0.89	−0.007	1.0	—	1	74.5
21—40	0 012	0.49	−0.002	1.4	—	1	72 7
41—60	0.005	0.44	0.003	1.0	—	1	76.6
61—80	0.008	0.34	0.007	3.4	—	2	61.7
81—100	0.000	0.61	0.159*	1.1	259.0	1	38.7
>100	0.006	0.20	0.006	3.7	—	1	69 6

Примечание. «*» — для возрастной группы 81—100 лет величина z представляет собой не зависящую от времени амплитуду колебаний и выражена в мм.

На рис. 4 отчетливо виден максимум радиального прироста в 1960 г., он четко выражен у 4 возрастных групп (0—20, 41—60, 61—80 лет и более 101 года). Во всех возрастных группах, кроме группы в 81—100 лет, прирост в 1960 г. и рядом с ним расположенных годах был выше (не ниже), чем в 1930-х гг. при максимуме последнего потепления. В 1960 г. было зарегистрировано небольшое потепление, меньшее, чем максимальное в 1930-х гг., которое сменилось похолоданием в 1970-х гг. (Борисенков, 1982; Лосев, 1985). Эти климатические явления очень хорошо отражаются в дендрохронологических рядах, представленных на рис. 4, однако возникает вопрос, чем объяснить более высокие приросты в 1960-х гг. по сравнению с 1930-ми, если в первом случае потепление было значительно слабее? В качестве рабочей гипотезы можно высказать предположение, что повышенные приросты 1960-х гг. могли быть результатом синергистического влияния на рост *P. sylvestris* одновременного (даже небольшого) потепления и повышенного содержания углекислого газа в атмосфере. Более детальный анализ возможных причин увеличения прироста древостоев *P. sylvestris* требует проведения специального исследования с привлечением дополнительных материалов.

Проводился сравнительный анализ хода роста совокупности деревьев сосны обыкновенной по диаметру для 3 периодов времени (1660—1799, 1800—1899 и 1900—1992 гг., рис. 5). Данные анализировались с помощью S-образной ростовой кривой:

$$y = \frac{k}{1 + E\,e^{-rt}},$$

где y — средний диаметр, см; k, E, r — параметры S-образной кривой, k — верхний предел роста диаметра деревьев, см; E — кратность роста, разы; r — скорость роста, см/год; t — возраст, лет (Шмидт, 1984). Значения параметров кривой представлены в табл. 4. Увеличение верхнего предела среднего диаметра деревьев свидетельствует об изменениях условий роста в благоприятную сторону. Об этом же свидетельствует увеличение максимальной скорости роста среднего диаметра древостоев во второй и третий периоды времени по сравнению с первым.

Представляется интересным оценить, хотя бы приблизительно, те изменения климата, которым могут соответствовать выявленные повышения радиального прироста деревьев *P. sylvestris* в разных возрастных группах. По данным E. Beuker с

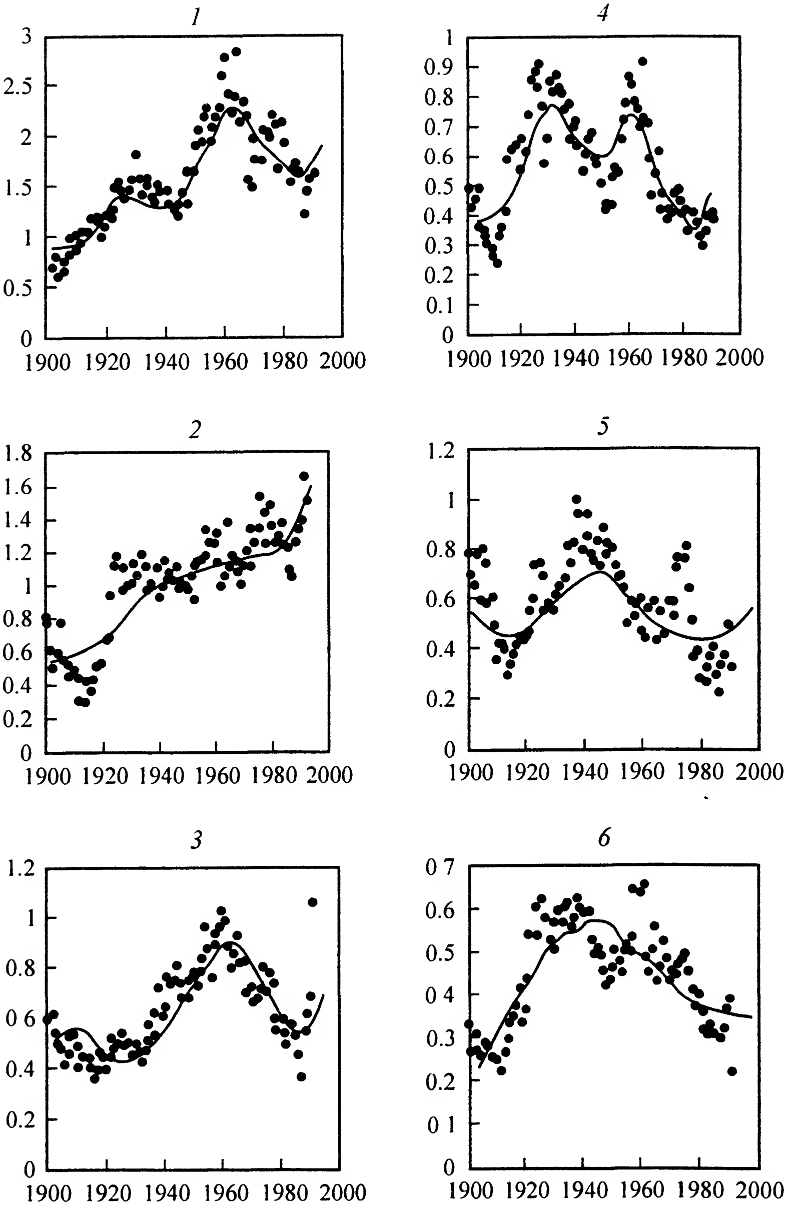


Рис. 4. Динамика и колебания среднего годичного радиального прироста *Pinus sylvestris* в возрастных группах.

1 — 0—20 лет (R^2 = 74.5 %), *2* — 21—40 (R^2 = 72 7 %), *3* — 41—60 (R^2 = 76.6 %), *4* — 61—80 (R^2 = 61.7 %), *5* — 81—100 лет (R^2 = 38.7 %), *6* — >101 года (R^2 = 69.6 %). По вертикали — средний прирост, мм. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

соавт. (1996), в северной Финляндии у древостоев *P. sylvestris* в возрасте 27 лет при увеличении годовой суммы температур на 600 градусо-дней, что соответствует увеличению среднегодовой температуры на 4 °С, происходит увеличение прироста на 45 %. Из данных табл. 2 видно, что для возрастной группы 21—40 лет увеличение среднего прироста в 1951—1992 гг. по сравнению с предшествующим периодом последнего потепления составляет 56 %, что позволяет предположить наличие уже сейчас изменений в среде обитания (в основном потепление и повышение концент-

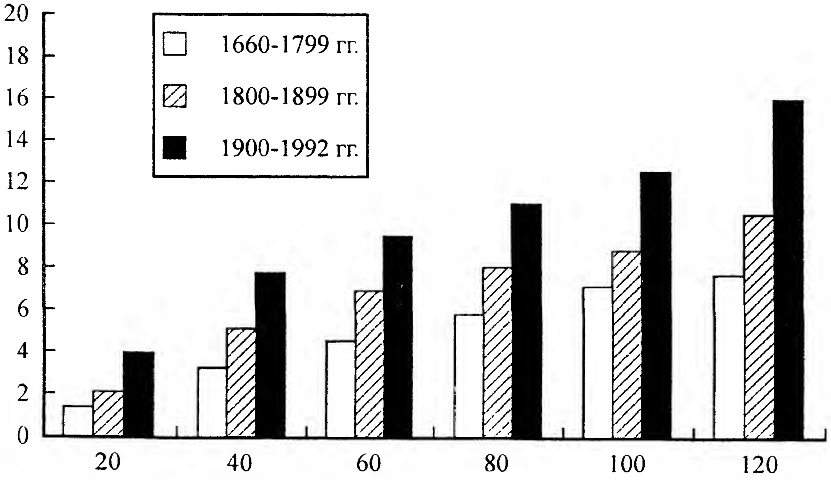


Рис. 5. Кривые хода роста по диаметру деревьев *Pinus sylvestris* в периоды 1660—1799, 1800—1899 и 1900—1992 гг

По горизонтали — возраст, лет; по вертикали — диаметр, см.

рации углекислого газа), эквивалентных по влиянию на рост древостоев *P. sylvestris* увеличению среднегодовой температуры на ~4 °С.

Изменения метеорологических условий в зоне произрастания исследуемых древостоев *P. sylvestris* в течение последнего столетия представлены на рис. 6. Видна тенденция к похолоданию как в течение всего года, так и в течение вегетационного сезона. Незначительное увеличение средних температур наблюдалось в 1930-х и 1950-х гг., однако это потепление не оказало существенного влияния на общую тенденцию к уменьшению средних температур. Коэффициенты детерминации в обоих случаях не особенно высоки: для среднегодовых температур — 36 и для средних за вегетационный сезон — 33 %. Изменение количества выпавших осадков наоборот имеет тенденцию к увеличению в течение последнего столетия. Эта тенденция также прослеживается как для средних значений в течение всего года (коэффициент детерминации R^2 = 82 %), так и в период вегетации (R^2 = 64 %).

Недостаток тепла, особенно в период вегетации, является основным лимитирующим фактором развития древесных растений района исследования. Вследствие этого вполне закономерна положительная линейная зависимость среднего радиального прироста *P. sylvestris* от температуры воздуха в течение вегетационного сезона (июнь—август). Наибольшая динамика увеличения радиального прироста с повышением температур присутствует у молодых деревьев (табл. 5). Однако такая связь прироста и температуры не объясняет общего повышения первого по

ТАБЛИЦА 4

Параметры S-образной кривой хода роста среднего диаметра *Pinus sylvestris* в зависимости от возраста по трем периодам времени 1663—1799, 1800—1899 и 1900—1992 гг.

Период времени	Коэффициент уравнения			Максимальная скорость роста	Коэффициент детерминации, %
	k, см	E, разы	r, 1/год	$0.25^{*}r^{*}k$, см/год	
1663—1799 гг.	8.13	9.33	0 042	0 09	87.18
1800—1899 гг.	10 34	7.48	0 046	0 12	84.61
1900—1992 гг.	21.33	5.13	0 022	0.12	75.38

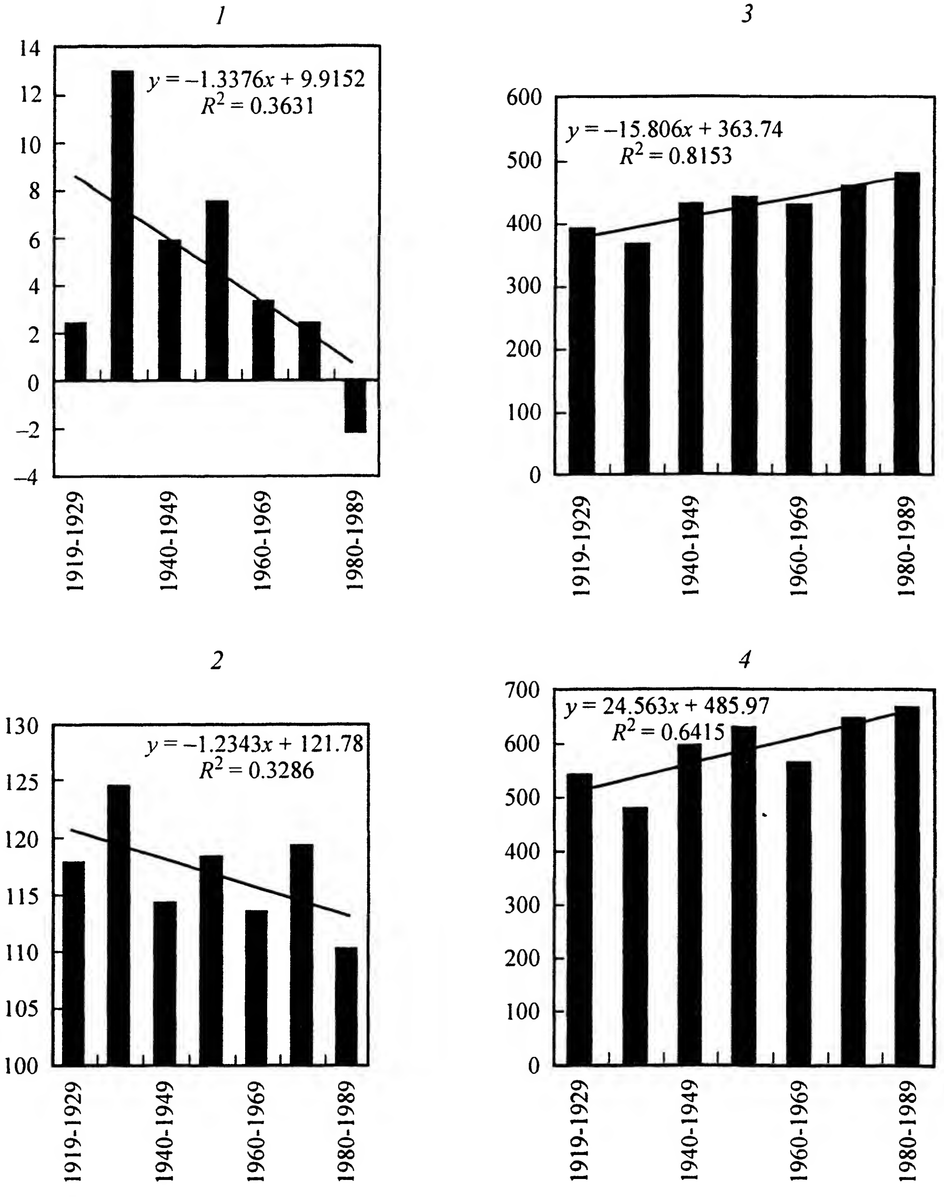


Рис. 6. Динамика среднемесячной за год и за вегетационный сезон температур воздуха и количества осадков в Мурманской обл. по 10-летним интервалам.

1 — среднемесячная температура воздуха за год, *2* — среднемесячная температура воздуха за вегетационный сезон, *3* — среднемесячное количество осадков за год, *4* — среднемесячное количество осадков за вегетационный сезон. По горизонтали — календарные даты, по вертикали: *1*, *2* — температура, °C и *3*, *4* — осадки, мм.

причине отсутствия роста температуры. Отсутствие повышения среднегодовой и за вегетационный сезон температур воздуха заставляет предположить наличие действия на прирост древостоев дополнительных факторов, в качестве которых можно рассматривать увеличение продолжительности вегетационного сезона, повышение концентрации CO_2 в атмосфере, мелиорирующий эффект слабого загрязнения атмосферы, возможное увеличение частоты лесных пожаров (Горшков, 2001) и ряд других.

ТАБЛИЦА 5

Параметры линейной зависимости ($y = a^*x$) среднего радиального прироста *Pinus sylvestris* и температуры воздуха в течение вегетационного сезона по возрастным группам

Класс возраста, лет	Коэффициент уравнения, *a*	Коэффициент детерминации, %
0—20	0.0149	94.46
21—40	0.0095	95.94
41—60	0.0057	93.73
61—80	0 0052	93 12
81—100	0.0051	95.36
Старше 101 года	0 004	96.4

Полученные нами результаты противоречат данным, приведенным в итоговом отчете Европейского института леса (Growth trends..., 1996), посвященном изучению тенденций роста лесов в Европе, где для изучаемой территории указана противоположная, убывающая, тенденция в росте насаждений древесных растений.

На основе приведенных данных можно с большой вероятностью предположить, что изменения среды обитания, по крайней мере регионального масштаба, на северной границе ареала *P. sylvestris* на Кольском п-ове уже начались. Наши результаты, показывающие увеличение прироста древостоев *P. sylvestris*, совпадают с результатами, полученными R. Myneni с соавт. (1997), М. Хьюсом с соавт. (1999), которые также обнаружили увеличение прироста древесной растительности бореальных лесов высоких широт в 1981—1991 гг.

С точки зрения биологического круговорота углерода в биосфере, который в целом организован так, что обеспечивает изъятие и связывание атмосферного CO_2 в растительной биомассе, а затем в осадочных породах (Костицын, 1984), выявленную тенденцию к увеличению прироста древесной растительности следует рассматривать как безусловно положительное явление и ожидаемую реакцию биосферы на происходящие изменения окружающей среды.

Увеличение прироста сосновых лесов в ответ на изменение среды обитания является свидетельством того, что природный потенциал данной территории еще не разрушен, несмотря на имеющееся на Кольском п-ове мощное воздействие на леса в виде промышленного загрязнения атмосферы. Увеличение прироста может рассматриваться как реакция обратной связи, направленная на компенсацию возникших изменений и, таким образом, как проявление регулирующих и стабилизирующих функций биосферы, еще не потерявшей свойств устойчивости.

Выводы

1. На северной границе естественного ареала распространения *Pinus sylvestris* как биологического вида на Кольском п-ове имеет место статистически достоверная долговременная тенденция к увеличению величины радиального прироста деревьев.
2. Одновременно с тенденцией к увеличению средней величины прироста имеет место достоверная тенденция к увеличению погодичной изменчивости радиального прироста деревьев *P. sylvestris*, выражаемая дисперсией отклонений от среднего.
3. В последние десятилетия (1951—1992 гг.), особенно в младших возрастных группах, вплоть до 60 лет включительно, радиальный прирост увеличился на 21—78 % по сравнению с периодом последнего потепления (с максимумом в 1930-х гг.). В большинстве возрастных групп деревьев прирост в 1960-х гг. выше (не ниже), чем в 1930-х гг.

4. В период с 1660 по 1992 гг. происходило увеличение верхнего предела среднего диаметра деревьев сосны, что свидетельствует об изменениях в условиях роста в благоприятную сторону.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. С. Колебания радиального прироста в древостоях при атмосферном загрязнении // Лесоведение 1990 № 2. С 82—85.

Алексеев А. С. Радиальный прирост древостоев *Picea abies* (*Pinaceae*) в условиях атмосферного загрязнения // Бот журн. 1991 Т 76 № 11 С 1498—1503

Алексеев А. С. Радиальный прирост деревьев и древостоев при атмосферном загрязнении // Лесоведение 1993. № 4. С. 66—70.

Алексеев А. С. Мониторинг лесных экосистем. СПб., 1997. 116 с.

Антропогенные изменения климата / Под ред. М И. Будыко, Ю. А Израэля. Л., 1987 406 с

Борисенков Е. П. Климат и деятельность человека. М., 1982. 128 с.

Борисенков Е. П., Кондратьев К. Я. Круговорот углерода и климат. Л., 1988 319 с.

Будыко М. И Глобальная экология. М., 1977. 328 с

Ваганов Е А., Шиятов С. Г, Мазепа В. С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Изд-во СО РАН. 1996. 244 с.

Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова / Под ред. Б. Н. Норина, В. Т. Ярмишко. Л., 1990. 196 с.

Глазовская М. А. Принципы классификации природных геосистем по устойчивости к техногенезу и прогнозное ландшафтно-геохимическое районирование // Устойчивость геосистем / Под ред. А. Д. Арманда и И. Ю Долгушина М., 1983. С. 61—78.

Глобальное потепление. Доклад Гринпис / Под ред. Дж. Леггета М., 1993. 272 с

Горшков В В. Послепожарное восстановление сосновых лесов Европейского Севера: Автореф. дис. .. д-ра биол. наук. СПб., 2001. 35 с.

Горшков В. Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М., 1995. 471 с.

Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды. М., 1979 200 с.

Загрязнение воздуха и жизнь растений / Под ред. М. Трешоу. Л., 1988. 536 с.

Колебания климата за последнее тысячелетие / Под ред Е. П. Борисенкова. Л., 1988. 408 с.

Кондратьев К. Я. Глобальный климат и его изменения. Л., 1987. 231 с.

Костицын В. А. Эволюция атмосферы, биосферы и климата. М., 1984. 96 с.

Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение / Под ред. В. А. Алексеева Л., 1990. 200 с.

Ловелиус Н. В. Изменчивость прироста деревьев. Л., 1979. 230 с.

Ловелиус Н. В. Дендроиндикация СПб., 2000. 313 с.

Лосев К. С. Климат: вчера, сегодня... и завтра? Л., 1985. 175 с.

Озолиничюс Р Хвойные: морфогенез и мониторинг. Каунас, 1996. 258 с.

Парниковый эффект, изменение климата и экосистемы / Под ред. Б. Болина, Б Р. Дееса, Дж. Ягера, Р. Уоррика. Л., 1989. 557 с.

Перевозчикова В. А. Геологическая карта // Атлас Мурманской области. М., 1971. С. 4.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983 291 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 237 с.

Смит У. Х. Лес и атмосфера. М., 1985. 430 с.

Хьюс М. К., Бионди Ф , Ваганов Е А. Связь между годичными кольцами субарктики Сибири и NDVI / Методы оценки состояния и устойчивости лесных экосистем: Тез. докл Междунар. совещ. 8—13 августа 1999 г. Красноярск, 1999. С. 216

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике Л , 1984. 288 с.

Яковлев Б. А., Козлова Л. Г. Климатические карты: осадки, температура воздуха // Атлас Мурманской области. М., 1971. С. 10—11.

Ярмишко В Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб., 1997. 210 с.

Aerial pollution in Kola Peninsula // Proceed. Intern orkshop, April 14—16, 1992, St-Petersburg — Apatity, 1993. 418 p.

Beuker E , Kolstrom M., Kellomaki S. Changes in wood production of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* under a warmer climate: comparison of field measurements and results of mathematical models // Climate change, biodiversity and boreal forest ecosystems / Ed. by E. Korpilahti, S. Kellomaki, T. Karjalainen. Reprinted from Silva Fennica 30(2—3). Joensuu, 1996. P. 159—166.

Cannell M. Forests and the global carbon cycle in the past, present and future. European Forest Institute. Res. Rep. 2. Joensuu, 1995. 67 p.

Growth trends in European forests / Ed. by H. Spiecker et al. Springer Verlag. Berlin, New York, 1996. 347 p.

Kairiukstis L Dendrochronology for the indication of background climate variation // Rep. USSR—USA symposium «Effect of solar variability on climate». Vilnius—Kaunas. 1981. 100 p.

Manual on methodologies and criteria for harmonized sampling. assessment. monitoring and analisys of the effects of air pollution on forests. Hamburg/Prague: Programme Coordinating Centers / UN—ECE 1994. 177 p.

Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences / Ed. by E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. Dordrecht; Boston; London, 1990. 394 p

Myneni R. B., Keeling C. J., Tucker G., Asrar R., Nemani R. Increased plant growth in the northern latitudes from 1981 to 1991 // Nature. 1997. Vol. 386 P 698—702.

Tree rings and environment // Proceed. Internat. Dendrochronological Symp. Ystad, South Sweden, 3—9 Sept. 1990 / Ed by T S. Bartholin, B E. Bjorn, D Eckstein, F Schweingruber Ystad, 1992 394 p.

SUMMARY

Growth trends of Scots pine (*Pinus sylvestris* L) at its northernmost extent may be an indicator of changes in the carbon cycle of terrestrial forest ecosystems Using a method which removed age trends from the data, a time-series analysis of an annual radial increment in wood over the last few decades comparatively with the period of last registered warming with maximum in the 1930—40 revealed elevated growth of 78 % for trees 0—20 years old, 56 for trees 21 to 40 years old, 21 for trees 41 to 60 years old, and 10% for trees more than 101 year old. Increment of the trees 61 to 80 and 81 to 100 years old remains the same This increased growth occurred despite a decrease in temperature after about 1940 and significant air pollution

During the last century was revealed an elevated growth of Scots pine for the trees of all age groups, except 81 to 100 years old for which it is constant, with the speed of 0 016 mm/year for trees 0 to 20 years old, 0 012 mm/year for trees 21 to 40 years old, 0 005 mm/year for trees 41 to 60 years old, 0.008 mm/year for trees 61—80 years old and 0.006 mm/year for trees more than 101 years old. This growth trends are unstable in time and took place together with growing oscillations of Scots pine trees radial increment.

The most probable reason for the marked increase in radial increment of Scots pine in this region is a synergism of mild climate warming and higher levels of carbon dioxide Other reasons may include an increase in growth season longevity, the ameliorative effect of mild air pollution and changes in forest fires freguencies.

Theoretically, an increase in the average radial increment of Scots pine trees at its northernmost extent indicates the beginning of positive changes in the carbon cycle, resulting from higher accumulations of carbon in the forest biomass This generally may be considered as an indicator of the biosphere to counteract the greenhouse effect and global environmental changes.

УДК 581 821 : 581.47 : 582 734.3

Бот журн , 2003 г., т. 88, № 6

© Т. Х. Кумахова

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИИ ПЛОДОВ *MALUS DOMESTICA* (*ROSACEAE*) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВЫСОТЫ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ В ГОРАХ

T. Kh KUMAKHOVA. PECULIARITIES OF THE *MALUS DOMESTICA* (*ROSACEAE*) FRUIT ANATOMY DEPENDING ON THE ALTITUDE OF CULTIVATION IN MOUNTAINS

Кабардино-Балкарский госуниверситет
360004 Нальчик, ул. Чернышевского, 173
Факс (095) 3379955
E-mail: kumachova@aport.ru
Поступила 24.12.2001
Окончательный вариант получен 17.01.2002

Изучены особенности анатомии плодов ранне- и позднеспелых сортов *Malus domestica*, культивируемых в горах Кабардино-Балкарии на разных высотах над уровнем моря. Показано, что плоды имеют единый план анатомического строения, но различаются по количественным признакам в зависимости от времени созревания и высоты произрастания. Так, у плодов позднеспелых сортов кутикула и гиподерма более толстые, чем у раннеспелых. Плоды позднеспелых сортов, произрастающих в горном поясе (1200 м над ур. м), значительно мельче, имеют более тонкую кутикулу, большее число устьиц и чечевичек, а также радиально вытянутые эпидермальные клетки и толстую гиподерму. У плодов позднеспелых сортов наиболее толстая кутикула формируется на высоте 600 м. Количественные различия признаков структуры плодов обсуждаются в связи с их адаптивным значением.

Ключевые слова: адаптация, гиподерма, кутикула, плоды, устьица, эпидерма, яблоня, чечевичка.

Изучение анатомии сочных плодов в экологическом плане — новое направление в современной карпологии. Исследований такого рода мало (Кумахова, 1989, 1991, 2000, и др.). Имеющиеся в литературе сведения посвящены в основном описанию анатомического строения околоплодника яблока вне связи с условиями произрастания растений (Garcin, 1890; Рыбин, 1925; Диттерихс, 1928; Жадовский, 1934; Коновалов, 1946; Meyer, 1940; Tukey, Young, 1942; Никитина, 1959; Рубенко, Ротару, 1970; Ротару, 1966, 1973; Кумахова, 1987, и др.). Между тем, исходя из высокой экологической пластичности яблони, ее плоды представляют интерес для изучения путей адаптации растений к условиям произрастания. В связи с этим мы исследовали особенности анатомии плодов яблони одних и тех же сортов, возделываемых на разных высотах над уровнем моря. Особое внимание было уделено изучению наружной зоны перикарпия (кутикулы, эпидермы и гиподермы).

Материал и методика

Материал для исследования собран в степной, лесо-горной и горно-степной экологических зонах (300, 600, 1200 м над ур. м.) Кабардино-Балкарии. Объектами исследования были плоды 9 сортов яблони, различающихся периодом созревания (раннеспелые — Мелба, Боровинка; позднеспелые — Банан зимний, Мантуанское, Голден делишес, Делишес, Ред делишес, Ренет Симиренко, Айдаред).

Зрелые плоды собирали с пяти деревьев каждого сорта. Материал фиксировали в 70 %-м этиловом спирте (Прозина, 1960; Фурст, 1984).

Изучение свежесобранного и фиксированного материала проводили на временных препаратах, приготовленных по общепринятой методике. Кутикулу и воск выявляли раствором йода в водном растворе йодида калия, спиртовым раствором судана-IV (Барыкина и др., 2000). Для получения сравнимых результатов срезы делали в области экватора плода на одинаковом расстоянии от долей чашечки и плодоножки. Приготовление срезов для временных препаратов проводили на микротоме и от руки лезвием безопасной бритвы. Толщина срезов от 15 до 20 мкм.

Анализ и фотографирование срезов проводили с помощью микроскопа LATIMET и цифрового фотоаппарата Digital Still Camera DSC-P20 (фирмы Sony). Редактирование и морфометрический анализ производили в пакетах Adobe Photoshop-6 и др.

Результаты и обсуждение

У всех изученных сортов яблони независимо от высоты произрастания зрелые плоды имеют единый план анатомического строения. На поперечных срезах четко выражены эпидерма, гиподерма и основная паренхима, граничащая с плотной хрящевидной тканью, окружающей гнезда завязи. В основной паренхиме находятся проводящие пучки: сепальные, петальные, дорзальные и вентральные плодолистиков, имеющие тенденцию к круговому расположению (рис. 1, *а*).

Эпидерма состоит из двух типов клеток: основных (покровных) и замыкающих клеток устьиц (рис. 1, *б*, *г*).

Покровные клетки в плане многоугольные, разных размеров. На срезах они прямоугольные, таблитчатые, иногда удлиненные в тангентальном направлении. Размеры эпидермальных клеток у разных сортов варьируют. Обычно наружные стенки толще, чем боковые и внутренние (рис. 1, *д*).

Наружные стенки эпидермальных клеток покрыты кутикулой и эпикутикулярным воском (рис. 1, *д*). Характер отложения эпикутикулярного воска специфичен для каждого сорта, что отмечено нами ранее (Кумахова, Меликян, 1989). Более мощные отложения воска на поверхности яблок отмечены у позднеспелых сортов (Банан зимний, Ренет Симиренко, Мантуанское и др.).

На поверхности плодов встречаются немногочисленные устьица. Обнаружить их довольно трудно, поскольку они сильно погружены и забиты мощными наплывами кутикулы и воска (рис. 1, *г*).

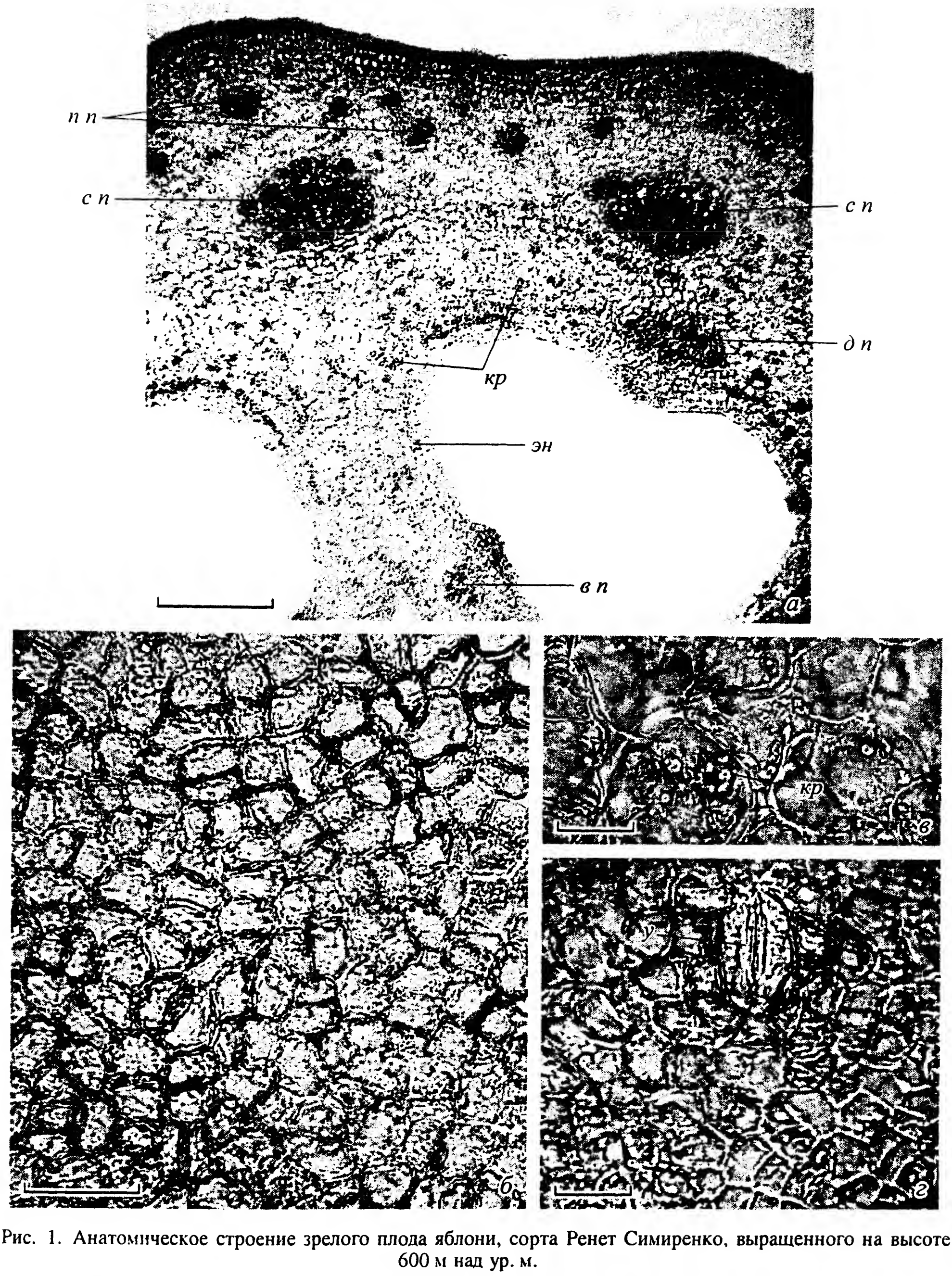


Рис. 1. Анатомическое строение зрелого плода яблони, сорта Ренет Симиренко, выращенного на высоте 600 м над ур. м.

а — поперечный срез плода; *б*, ж — эпидерма с поверхности; *в* — кристаллоносные клетки мезокарпия; *г* — устьице; *д* — эпидерма, гиподерма, паренхима; *е* — хрящевидная ткань; *з* — чечевичка. *в п* — вентральный пучок плодолистика, *вс* — воск, *гп* — гиподерма, *д п* — дорзальный пучок, *з т* — заполняющая ткань, *к* — кутикула, *кр* — кристалл, *п* — паренхима, *п п* — петальный проводящий пучок, *пр* — пробка, *сх* — склеренхима, *с п* — сепальный проводящий пучок, *у* — устьице, *ф ч* — феллоген чечевички, *эн* — эндокарпий, *эп* — эпидерма. Масштабная линейка: *а* — 200 мкм; *б*, *д*, *е* — 50 мкм; в, *г*, ж, *з* — 25 мкм.

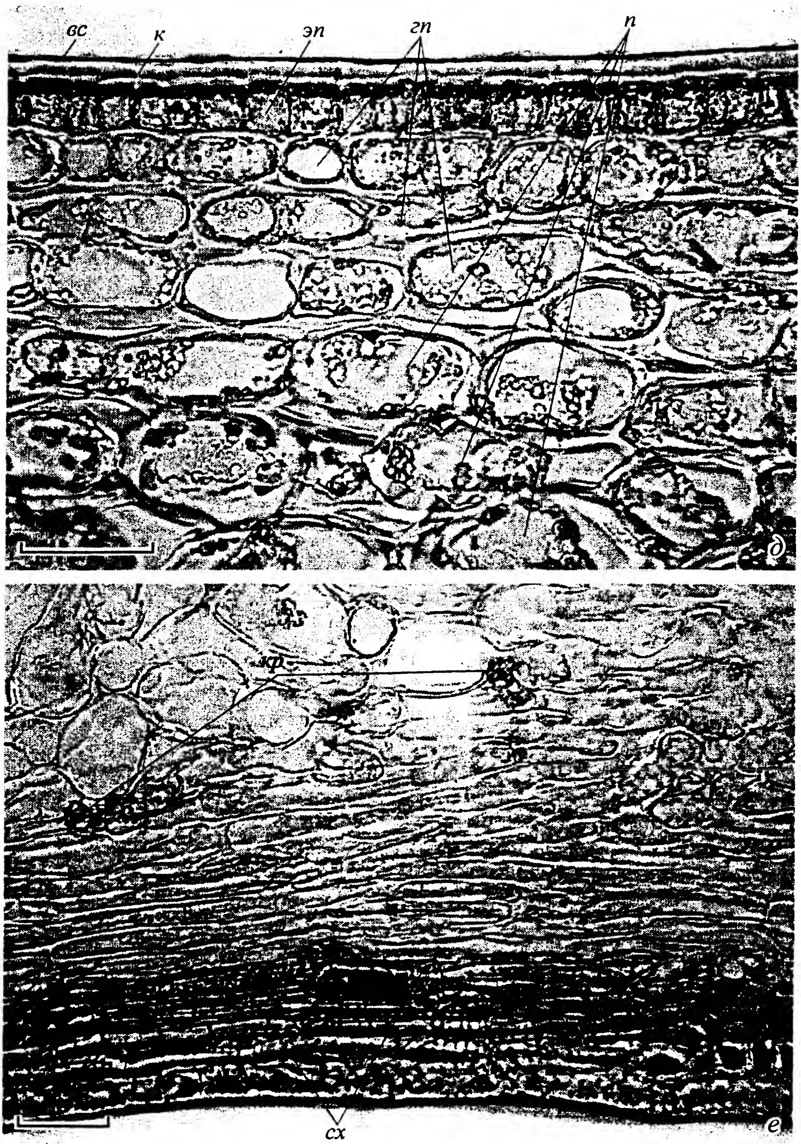


Рис. 1 (*продолжение*).

У некоторых сортов (Голден делишес, Ред делишес, Ренет Симиренко и др.) на поверхности плодов обнаружены чечевички (рис. 1, *з*). Как показали наши исследования, у яблок перидерма обычно образуется только в области чечевичек и в местах поверхностного побурения. У некоторых сортов (Мелба, Делишес, Банан зимний, Мантуанское) чечевички и перидерма не обнаружены. Размеры чечевичек варьируют у разных сортов. Они расположены неравномерно по всей поверхности плода. На срезах в этих участках эпидерма разорвана, а под заполняющей тканью хорошо различимы феллоген и феллема. У сортов Ред делишес и Боровинка одновременно обнаружены и устьица, и чечевички. Иногда на поверхности плодов (сорта Голден делишес, Боровинка, Ренет Симиренко) отмечаются светло- и темно-коричневые пятна неправильной формы (рис. 1, *ж*). На срезах через эти пятна в наружных слоях перикарпия различима перидерма.

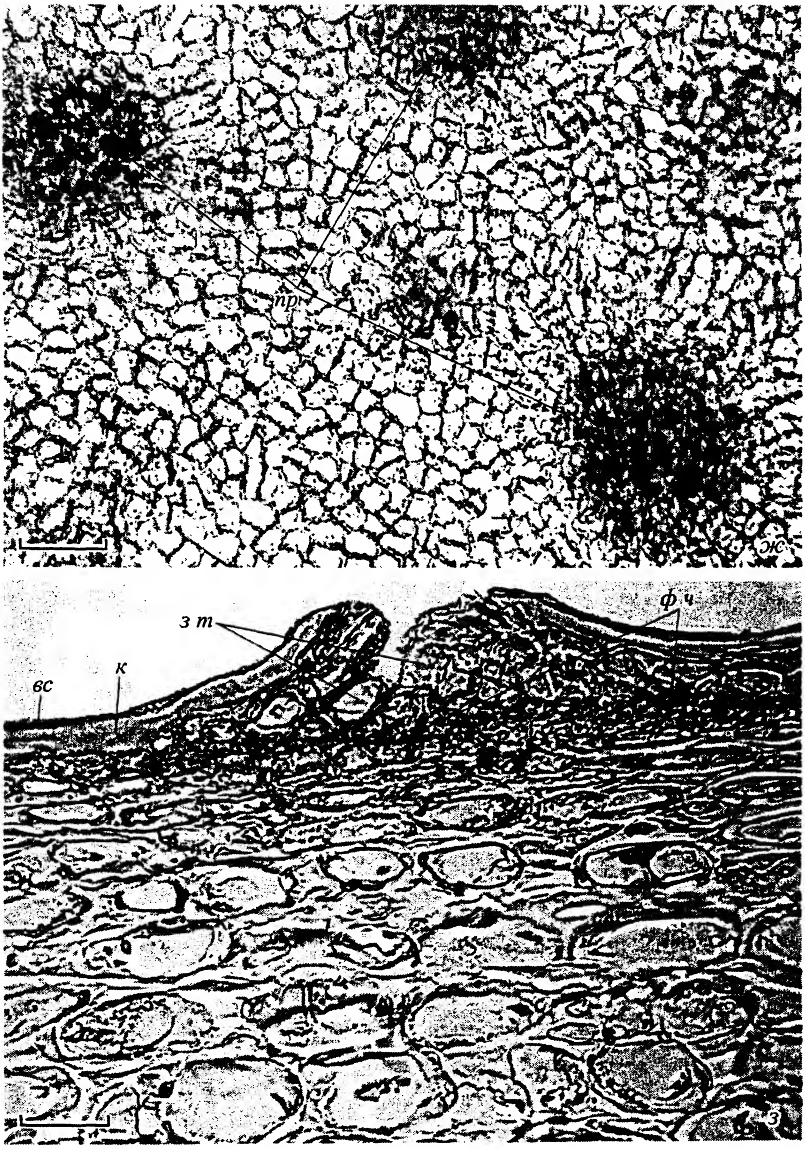


Рис. 1 (*продолжение*).

Гиподерма. Под эпидермой расположена плотная ткань, клетки которой обычно вытянуты в тангентальном направлении и имеют утолщенные стенки. Вместе с эпидермой гиподерма образует довольно жесткую «кожицу» плода.

Толщина и соответственно число слоев клетки гиподермы варьируют у разных сортов (рис. 2). Эта ткань наиболее тонкая у раннеспелых сортов (Мелба, Боровинка) и более толстая у позднеспелых (Ренет Симиренко, Ред делишес и др.). Обычно последний ряд клеток гиподермы постепенно переходит в основную паренхиму. Поэтому граница между гиподермой и основной паренхимой не всегда четко выражена (рис. 1, *д*).

Паренхима. Основная паренхима состоит из крупных округлых в очертаниях клеток, разделенных хорошо развитыми межклетниками (рис. 1, *д*). В паренхиме некоторых сортов (Боровинка, Ренет Симиренко и др.) встречаются кристаллоносные

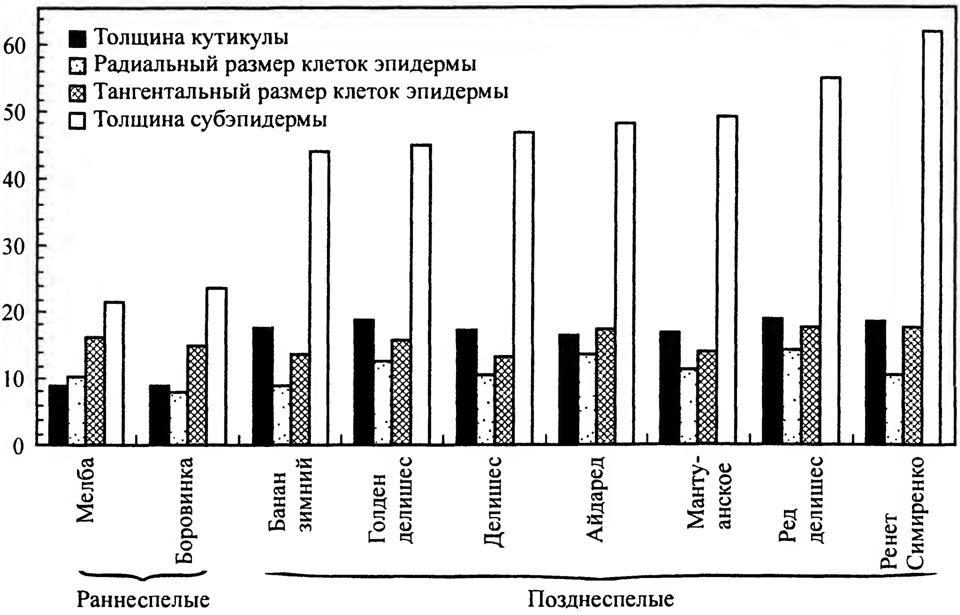


Рис. 2. Количественные признаки строения наружной зоны перикарпия ранне- и позднеспелых сортов *Malus domestica*, выращенных на высоте 600 м над ур. м.

По горизонтали — сорта, по вертикали — размеры, мкм.

клетки, содержащие друзы оксалата кальция (рис. 1, *в*). Эти клетки локализованы преимущественно в области проводящих пучков (рис. 1, *а*, *в*).

Хрящевидная ткань, окружающая гнезда завязи, представлена 2—4 слоями мертвых склеренхимных клеток с утолщенными одревесневшими оболочками (рис. 1, *е*).

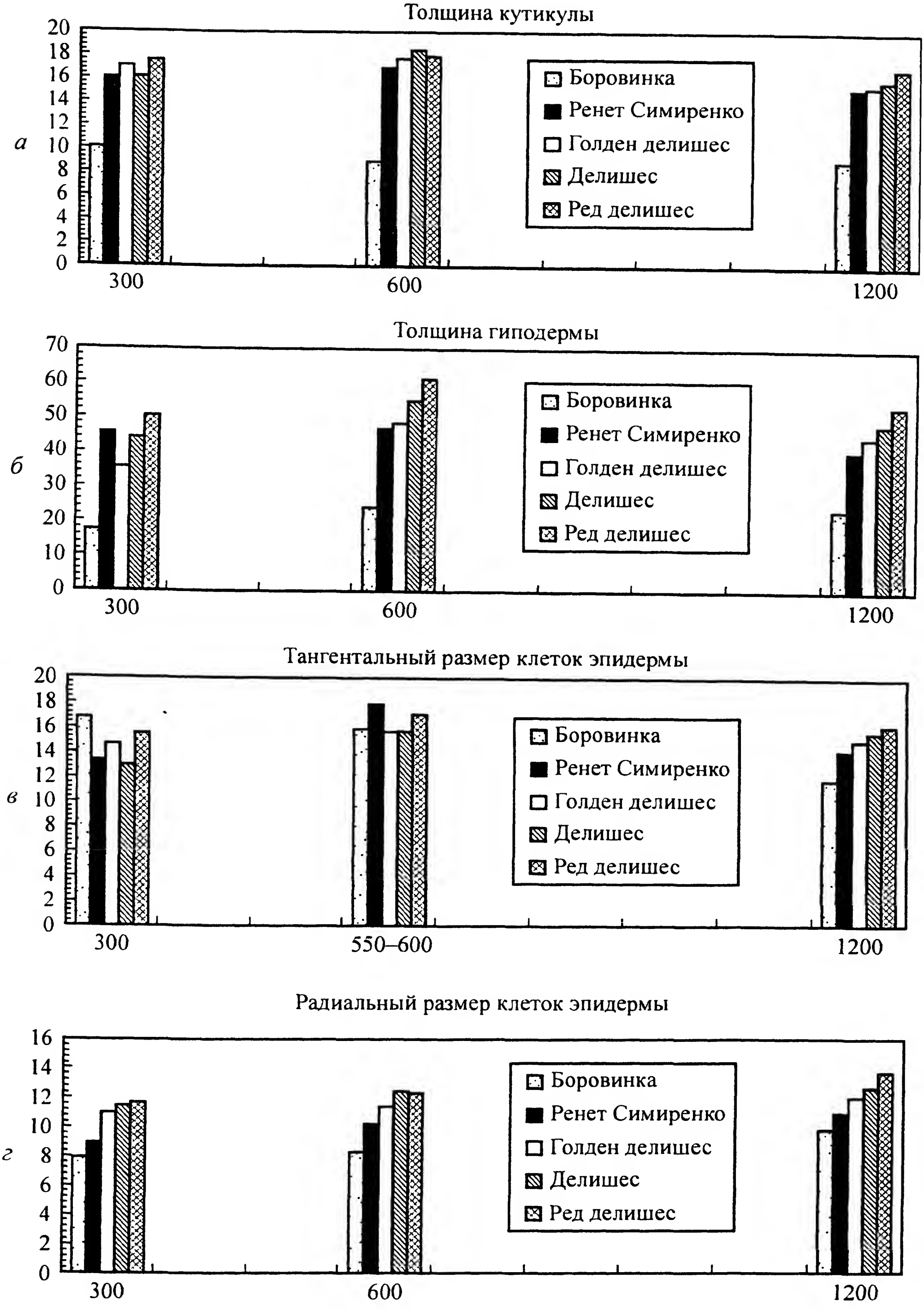
Согласно нашим данным, плоды сортов раннего и позднего сроков созревания различаются толщиной кутикулы, гиподермы, а также радиальными и тангентальными размерами эпидермальных клеток. При этом радиальные и тангентальные размеры эпидермальных клеток являются специфическими для каждого сорта (рис. 2). Меньшей толщиной кутикулы и гиподермы характеризуются раннеспелые сорта. Сорта различаются и по степени кутинизации эпидермальных клеток: сильная кутинизация, распространяющаяся на их радиальные и тангентальные стенки, а в некоторых случаях даже на оболочки клеток гиподермы, характерна для позднеспелых плодов.

У раннеспелых сортов высота возделывания оказывает незначительное влияние на толщину кутикулы и гиподермы (рис. 3, *а*, *б*).

Кутикула яблок позднеспелых сортов на всех высотах значительно толще (15.3—18.5 мкм), чем у раннеспелых (9.0—10.1 мкм). Наиболее толстая кутикула (18.5 мкм) у них формируется на высоте 600 м, а наиболее тонкая (15.3 мкм) — на 1200 м. С продвижением в горы до высоты 600 м у всех позднеспелых сортов наблюдается увеличение толщины кутикулы, а затем — ее постепенное снижение до высоты 1200 м на 1—3 мкм (рис. 3, *а*).

Объяснения этих особенностей в анатомии плодов, выращиваемых в горном поясе, в литературе практически отсутствуют. Имеющиеся данные посвящены кутикуле листа северных и высокогорных растений (Мирославов и др., 1998; Кравкина, 2000, и др.), согласно которым толщина кутикулы может изменяться при изменении таких факторов среды, как температура, освещенность, влажность и др.

Наряду с высокой инсоляцией горная экологическая зона Кабардино-Балкарии характеризуется пониженной температурой воздуха, высокой влажностью, бедностью почв и разреженностью атмосферы. Так, с повышением высоты местности на каждые



Толщина кутикулы

Толщина гиподермы

Тангентальный размер клеток эпидермы

Радиальный размер клеток эпидермы

Рис. 3. Количественные анатомические признаки плодов ранне- и позднеспелых сортов *Malus domestica*, выращенных на разных высотах.

а — толщина кутикулы, *б* — толщина гиподермы, *в* — тангентальный размер эпидермальных клеток, *г* — радиальный размер эпидермальных клеток. По горизонтали — высота над ур. м., по вертикали — размер, мкм.

100 м над ур. м. количество осадков увеличивается от 45 до 50 мм в год. Коэффициент понижения температуры воздуха по сравнению с равнинной частью составляет 0.75 °С. Почвы горного пояса отличаются маломощностью, значительным содержанием перегноя в поверхностных слоях (до 15—20 %) и кислой реакцией почвенного раствора. В Кабардино-Балкарии яблоневые насаждения в горно-степной зоне (1200 над ур. м) расположены в межсклонных долинах и пологих южных склонах, которые пересекаются горными реками, что создает специфические микроклиматические условия.

Наши исследования и анализ литературных данных показали, что эти факторы оказывают влияние на количественные анатомические признаки плодов, особенно позднеспелых сортов.

Формирование наиболее тонкой кутикулы у позднеспелых сортов в горно-степном поясе, по-видимому, объясняется перечисленными выше суровыми почвенно-климатическими условиями этой зоны.

Существенные изменения обнаруживаются в размерах и форме эпидермальных клеток у всех сортов (рис. 3, *в*, *г*) с увеличением высоты выращивания: они становятся более вытянутыми в радиальном направлении, их высота при этом изменяется от 8.0 до 13.7 мкм (рис. 3, *в*). Тангентальный размер эпидермальных клеток с продвижением в горы меняется по-разному: у ранних сортов постепенно уменьшается, а у поздних меняется по кривой с максимумом на высоте 600 м (рис. 3, *г*). Наибольшее среднее значение тангентального размера эпидермальных клеток отмечено на высоте 600 м над ур. м. у яблок сорта Ренет Симиренко. На высоте 600 м над ур. м. толщина гиподермы достигает наибольшей величины (61.5 мкм, рис. 3, *б*).

По нашим наблюдениям, рост плодов позднеспелых сортов (Ренет Симиренко, Банан зимний, Ред делишес и др.), выращиваемых в горном поясе (1200 м над ур. м.), в какой-то мере угнетен. Плоды мельче, чем выросшие на равнине, а околоплодник сформирован более мелкими и компактно расположенными клетками. Такая особенность, по-видимому, обусловлена значительными суточными колебаниями температуры и ранним снижением сезонных температур. В связи с последним вегетационный период укорочен, и поэтому клетки плодов позднеспелых сортов не успевают достигнуть окончательных размеров. В данном случае ускоренное созревание плодов, вероятно, следует рассматривать как адаптивную реакцию на короткий вегетационный период, специфичный для высокогорий.

Аналогичные закономерности были выявлены у цветковых растений в крайних условиях существования (Василевская, 1954). Позже такие же закономерности были обнаружены в анатомии листа северных и высокогорных растений (Мирославов, 1994; Мирославов и др., 1998; и др.). По мнению вышеуказанных авторов, снижение интенсивности роста является одной из важнейших особенностей растений холодного климата, способствующих повышению их устойчивости.

Согласно нашим данным, количество устьиц на поверхности зрелых плодов коррелирует с высотой произрастания плодовых деревьев. У плодов всех изученных сортов, выращенных в горном поясе, их количество больше, чем у степных.

Для высокогорных растений наряду с недостатком тепла и высокой инсоляцией немаловажную роль играет разреженность атмосферы. По мнению ряда авторов (Halloy, 1981; Мирославов, Кравкина, 1990, и др.), понижение атмосферного давления и содержания CO_2 может оказывать большее влияние на характер распространения горных растений, чем низкая температура. Если учитывать этот фактор, то увеличение числа устьиц у горных плодов можно рассматривать как приспособление к недостатку CO_2.

С увеличением высоты произрастания нами отмечено также увеличение числа чечевичек. Более частая встречаемость чечевичек и развитие перидермы у некоторых сортов, по-видимому, связаны с особенностями внешней среды.

Кроме вышеописанных особенностей в мезокарпии плодов некоторых сортов (Ренет Симиренко, Банан зимний и др.) при выращивании на больших высотах отмечено увеличение количества кристаллоносных клеток, что, по-видимому, также является приспособительной реакцией на неблагоприятные условия высокогорья.

Полученные нами данные позволяют предположить, что макро- и микроклиматические факторы горного пояса (1200 м над ур. м.) в совокупности вызывают неспецифические реакции плодов яблонь позднеспелых сортов, проявляющиеся в большей толщине кутикулы, эпидермы и гиподермы, а также в большей частоте кристаллоносных клеток в мезокарпии.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48703).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р. П и др. Основы микротехнических исследований в ботанике М.. 2000 196 с.

Василевская В. К Формирование листа засухоустойчивых растений Ашхабад, 1954. 184 с.

Диттерихс И. М. Анатомия Шампанского ренета // Тр. Кубанской окружной помологической комиссии. 1928. Вып. 1

Жадовский А Е. Микроскопический анализ пищевых и вкусовых веществ растительного происхождения М ; Л., 1934

Коновалов И Н. О присутствии каменистых клеток в плодах некоторых видов рода *Malus* Mill // Сов бот. 1946. Т. 16. № 4. С. 262—269.

Кравкина И. М Эпикутикулярный воск и кутикула листа растений полярного Урала, произрастающих в контрастных геохимических условиях // Бот журн 2000 Т 85. № 3. С 118—124

Кумахова Т. Х. Анатомия и ультраструктура наружных слоев плода разных сортов яблони // Биол. науки. 1987. № 2 С. 59—64

Кумахова Т. Х Зависимость анатомии и ультраструктуры клеток плодов яблони от высоты возделывания сорта // Тез. докл. Всес. конф. по теоретической и прикладной карпологии. Кишинев, 1989. С. 193—194

Кумахова Т. Х. Признаки структурной адаптации в строении плодов *Malus domestica* (*Rosaceae*), выращиваемых в условиях высокогорья // Матер. 8-го Московск. совещ по филогении растений «Филогения и систематика растений». МГУ. М., 1991. С. 51—54.

Кумахова Т Х. Сравнительная ультраструктура и ультраскульптура поверхности плодов представителей рода *Malus* (*Rosaceae*) // Тез. докл. XVIII Российск. конф. по электронной микроскопии «ЭМ»-2000. Черноголовка, 2000 С 259.

Кумахова Т. Х., Меликян А П. Ультраструктура кутикулы плодов разных сортов *Malus domestica* (*Rosaceae*) // Бот журн 1989. Т 74. № 3 С 328—332.

Мирославов Е. А Структурные адаптации растений к холодному климату // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С 20—26.

Мирославов Е. А., Кравкина И. М. Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах // Бот журн 1990 Т. 75. № 3. С. 368—375

Мирославов Е. А., Вознесенская Н. К., Котеева Н. К. Сравнительная характеристика анатомии листа растений арктической и бореальной зон // Бот. журн 1998. Т. 83. № 3. С. 21—27.

Никитина Н Б. Анатомические особенности строения плода некоторых сортов яблони // Сб науч. работ Ленингр ин-та сов. торговли им Ф. Энгельса. М , 1959. Вып 15 С 94—100.

Прозина М. И. Ботаническая микротехника. М., 1960. 197 с.

Ротару Г. И. Анатомические особенности зрелых плодов некоторых сортов яблони, груши и айвы, районированных в Молдавии // Анатомия и ультраструктура плодов. Кишинев, 1966. С. 26—32.

Ротару Г. И. Гистологическая зональность и морфологическая природа различных частей околоплодника яблоневых // Гистологическая зональность суккулентных плодов. Кишинев, 1973. С. 22—27.

Руденко И. С., Ротару Г. И Морфолого-анатомическая характеристика межродового гибрида яблоня × груша // Структурные особенности сочных и мясистых плодов Кишинев, 1970. С. 40—51.

Рыбин В. А. Анатомические особенности в строении плода различных сортов яблони // Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. 1925. Т. 2. С. 298—309.

Фурст Г. И Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М , 1979. 136 с.

Garcin A. G. Histogénèse de pericarpes charnus // Ann. Sci. Nat. Bot. 1890. T. 12. Ser. 7.

Halloy S La presion de anhidrido carbonico como limitante altitudinal de las plantas // Lilloa. 1981. Vol. 35. N 3. P. 159—167.

Meyer A. A study of the skin structure of the Golden Delicious apples // Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 1940. № 45. P. 105—110.

Tukey H. B., Yong J. O. Gross morphology and histology of developing fruit of the apple // Bot. Gaz. 1942. Vol. 104. P. 3—25.

SUMMARY

The fruit anatomy of different cultivars of *Malus domestica* cultivated at different altitudes in Kabardino-Balkaria has been studied It has been shown that the apple fruits have a common outline of the anatomic structure, irrespective of the altitude. However, fruits of the late-ripening cultivars have thicker cuticle and hypoderma than earlier-ripening fruits. The fruits grown in highlands (1200 m a. s. l.) differ greatly from fruits of the same cultivars grown on plains. They are much smaller and have thinner cuticle, more numerous stomata and lenticels, and longer epidermal cells and a thick hypoderma. The thicker cuticle of the late-ripening fruits forms at 600 m a. s. l The quantitative differences in the fruit structure are discussed in the context of their adaptive possibilities.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.475

© Л. В. Орлова

СИСТЕМА ДИКОРАСТУЩИХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ *PINUS* (*PINACEAE*) РОССИИ. 2. ПОДРОД *PINUS*

L. V. ORLOVA. THE SYSTEM OF NATIVE AND INTRODUCED SPECIES OF *PINUS* (*PINACEAE*) IN RUSSIA. 2. SUBGENUS *PINUS*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: orlova@herb.bin.ras.spb.ru

Поступила 01.03.2002
Окончательный вариант получен 15.01.2003

В настоящей статье публикуется продолжение системы рода *Pinus* L. для видов, дикорастущих и культивируемых на территории России. Предлагаются новые комбинации в ранге подсекции и ряда.

Ключевые слова: систематика, сосна, *Pinus*, *Pinaceae*.

Мы продолжаем публикацию результатов критической ревизии рода *Pinus* L. Ранее (Орлова, 2001a) нами были рассмотрены представители подрода *Strobus* (Dumort.) Lemm. Вариант системы рода *Pinus*, применительно к российским дикорастущим и некоторым интродуцированным видам, уже был опубликован нами (Орлова, 2001b). Поэтому в данной статье для рассмотренных ранее таксонов приведены только ссылки на первоисточник и нашу публикацию, которая содержит детальную синонимику, диагностические признаки, сведения о типе, географическом распределении и интродукции.

Исследование основано на изучении гербарных материалов по видам рода *Pinus* из подрода *Pinus* с территории России, хранящихся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Лесотехнической академии (KFTA) и Санкт-Петербургского университета (LECB). В исследовании были использованы также наши собственные сборы на Черноморском побережье Кавказа, Украине (Крым), в Ленинградской обл., включая С.-Петербург с окрестностями, в окрестностях г. Петрозаводска, а также материалы из Гербария Королевского Ботанического Сада Кью (K).

В характеристике надвидовых таксонов нами использованы некоторые новые признаки (профиллы брахибластов, степень зубчатости хвоинок и др.), значение которых для систематики рода *Pinus* было более подробно рассмотрено нами в одной из публикаций, посвященной диагностической значимости признаков вегетативных органов сосен (Орлова, 2001c).

Подрод 2, *Pinus*; Parl., 1868, in DC. Prodr. 16, 2 : 364, 378; Gauss. et al., 1964, in Fl. Europ. 1 : 33; Little a. Critchf., 1966, U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 991 : 10; Law et al., 1978, in Fl. Reip. Pop. Sin. 7 : 236; Бобр., 1978, Лесообр. хвойн. СССР : 129; Орлова, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 20. — *Pinus* sect. *Eupitys* Spach, 1842, Hist. Nat. Veg. Phan. 11 : 374, p. p. — *Pinus* subgen. *Pinaster* Lemmon, 1888, Bienn. Rep. Calif. State Board Forest. 2 : 71, 85. — *Pinus* sect. *Diploxylon* Koehne, 1893, Deutsch. Dendrol. : 30. — *Pinus* subgen. *Diploxylon* (Koehne) Rehd., 1923, in Bailey, Cult. Evergr. : 311; Pilg., 1926, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 2 Aufl., 13 : 336; Ком., 1934, во Фл. СССР, 1 : 165, sine auct. comb. — *Pinus* subgen. *Eupitys* (Spach) Rehd., 1949, Bibl. Cult. Trees : 35.

В срединной жилке хвоинок два проводящих пучка. Чешуевидные листья брахибластов, довольно плотно охватывающие пучок хвоинок, ланцетные или треугольные, по краям бахромчатые, по одному из краев с широкой пленчатой каймой, перед опадением не отклоняющиеся от оси брахибласта (кроме *P. leiophylla*). Чешуи верхушечных почек по краям бахромчатые. Апофизы семенных чешуй зрелых шишек с центральным пупком.

Тип (Britton, Brown, 1913): *P. sylvestris* L.

Секц. 1. *Leiophylla* (Loud.) Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 92; Farjon, 1984, Pines : 195. — *Pinus* sect. *Quinae* Loud. subsect. *Leiophyllae* Loud., 1838, Arb. Frut. Brit. 4 : 2273; Little et Critchf., 1969, U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 1144 : 11. — *Pinus* grex *Leiophyllae* (Loud.) Shaw, 1914, Gen. *Pinus* : 44. — *Pinus* subgen. *Leiophyllae* (Loud.) E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 14.

Хвоинки на брахибластах в числе (2)3—5, 5—30 см дл., уплощенные, с хорошо выраженным килем, по краям с 13—15 зубцами на 1 см края хвоинки, довольно тонкие, слегка повисающие. Влагалища брахибластов 1—2.5 см дл.; профиллы 2—3 мм дл., широкотреугольные, тупые; чешуевидные листья ланцетные, острые, по краям с фрагментами пленчатой каймы, несущей очень редкие пленчатые ветвистые бахромки, рано опадающие, перед опадением рыхло прилегающие к оси брахибласта и хвоинкам. Верхушечные почки 0.8—1.2 см дл., 0.3—0.5 см шир., яйцевидно-конические, их чешуи ланцетные или широколанцетные, по краям с редкими бахромками. Зрелые шишки 4—7 см дл., яйцевидные; пупок апофизов с остроконечием в средней части. Семена 4—6 мм дл., с длинным (до 17 мм дл.) крылом.

Тип: *P. leiophylla* Schlecht. et Cham.

В секцию входят 2 мексиканских вида — *P. chihuahuana* Engelm. и *P. leiophylla* Schlecht. et Cham., из которых в России (Сочинский дендрарий) культивируется только последний.

Секц. 2. *Sula* Mayr. 1890, Walkungen Nordam. : 428. — *Pinus* grex *Longifoliae* Shaw, 1914, Gen. *Pinus* : 25.

Хвоинки на брахибластах в числе 3, 7—35 см дл., уплощенные, с хорошо развитым килем, по краям с 38—55 зубцами на 1 см края хвоинки, очень тонкие, повисающие. Влагалища брахибластов 1.5—2.5 см дл.; профиллы 3—3.3 мм дл., ланцетные, острые; чешуевидные листья узколанцетные с острыми, слегка отогнутыми верхушками, с более или менее короткими узкими извилистыми светлыми бахромками по краям. Верхушечные почки 0.7—2 см дл., 0.4—1 см шир., яйцевидные с тупой верхушкой; их чешуи более или менее расставленные, узколанцетные или ланцетные, по краям с густой бахромой из светлых пленчатых извилистых бахромок. Зрелые шишки 10—17 см дл., яйцевидно или цилиндрическо-конические, пупок апофизов без остроконечия. Семена 10—15 мм дл., с крылом до 35 мм дл.

Тип: *P. roxburghii* Sarg.

В секцию входят *P. canariensis* C. Smith (Канарские о-ва) и *P. roxburghii* Sarg. (Гималаи). Оба вида культивируются в России, на Черноморском побережье Кавказа (окр. Сочи).

Секц. 3. *Pinea* Endl., 1847, Syn. Conif. : 182; Орлова, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 20.

В России представлена 2 подсекциями.

Подсекц. 1. *Pineae (Endl.) Little et Critchf., 1969, U.* S. Dept. Agric. Misc. Publ. 1144 : 12; Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 92; Farjon, 1984, Pines : 195. — *Pinus* grex *Pineae* (Endl.) Shaw, 1914, Gen. *Pinus* : 48.

Профиллы брахибластов 2—2.5 мм дл., широкотреугольные, тупые. Хвоинки 7—15 см дл. Верхушечные почки 0.7—1.5 см дл., 0.5—0.6 см шир., яйцевидные с острой верхушкой; их чешуи широколанцетные, сближенные, по краям с извилистыми широкими пленчатыми бахромками. Хвоинки 7—15 см дл. Чешуевидные листья брахибластов охватывают пучок хвоинок более или менее свободно, все золотистые, по краям с довольно широкими извилистыми пленчатыми бахромками. Зрелые шишки 10—15 см дл., широкояйцевидные или почти шаровидные; апофизы 5—6-угольные, слегка полушаровидно-вздутые, со слабо выраженным поперечным килем. Семена 15—20 мм дл. с очень коротким крылом. Монотипная подсекция.

Тип: *P. pinea* L.

P. pinea L. произрастает в Средиземноморье, культивируется преимущественно на Кавказе и юге Европейской России.

Подсекц. 2. *Halepenses* Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 92; Орлова, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 20.

Представленные в России виды этой подсекции относятся к 2 рядам.

Ряд 1. *Brutiae* L. Orlova, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 21.

К этому ряду принадлежат 3 вида и 1 гибрид. Вид *P. pityusa* Stev. (от Геленджика до Адлера) и гибрид *P.* × *istratovae* L. Orlova (от Анапы до Геленджика) являются аборигенными для России. Остальные виды — *P. brutia* Ten. (сев.-вост. Средиземноморье) и *P. eldarica* Medv. (Вост. Закавказье — хр. Эльяр-Оухи в Эльдарской степи) культивируются на юге Европейской России, а также в Дагестане.

Ряд 2. *Halepenses* (Burgh) Bobr., 1978, Лесообр. хвойн. СССР : 134.

Профиллы брахибластов 1.3—1.5 мм дл. Влагалища брахибластов 0.7—1.2 см дл. Верхушечные почки 0.7—1 см дл., 0.3—0.4 см шир.; их чешуи сближенные, ланцетные. Зрелые шишки удлиненно-конические, на длинных ножках, апофизы почти плоские или слабовыпуклые со слегка возвышающимся серым пупком. Монотипный ряд.

Тип: *P. halepensis* Mill.

P. halepensis Mill. произрастает в Средиземноморье (Европа от вост. Испании до юга Балканского п-ова и Сев. Африка; на вост. побережье Средиземного моря от Израиля и Иордании до Турции). Культивируется в районе Сочи.

Секц. 4. *Nigria* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 15; Орлова, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 24.

Из 6 видов этой секции один — *P. pallasiana* D. Don является аборигенным в России (Кавказ: в р-не пос. Архипо-Осиповки), а 5 других — *P. nigra* J. F. Arnold (от Австрии до Центр. Италии и Греции), *P. heldreichii* Christ. (Италия и страны Балканского п-ова), *P. laricio* Poir. (юго-зап. Италия, о-ва Корсика и Сицилия), *P. salzmanni* Dun. (горн. р-ны Пиренейского п-ова) и *P. resinosa* Aiton (юго-вост. Канада, северо-восток США) культивируются на территории России.

Секц. 5. *Khasia* Mayr, 1906, Fremdl. Wald-Parkb. Eur. : 373; Орлова, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 25.

В России представлена 2 подсекциями.

Подсекц. 1. *Insulares* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 14. — *Pinus* sect. *Khasia* Mayr, 1906, Fremdl. Wald-Parkb. Eur : 373, p. p.

Хвоинки на брахибластах в числе 2—3, с хорошо выраженным килем. Профиллы брахибластов 1.8—2.5 мм дл., широколанцетные, острые. Апофизы утолщенные, с неясно выраженным килем.

Тип: *P. kesiya* Royle ex Gord.

В подсекцию входят 2 вида: *P. kesiya* Royle ex Gord. и *P. yunnanensis* Franch., первый произрастает на Филиппинах и в сев. Мьянме, второй — в юго-зап. провинциях Китая (Юньнань, Гуаньси, запад Гуйчжоу). В России, на Черноморском побережье Кавказа (адлерский дендропарк «Южные культуры»), культивируется только второй вид.

Подсекц. 2. *Massonianae* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 15; Орлова, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 26.

Из 7 восточноазиатских видов, входящих в подсекцию, 2 — *P. densiflora* Siebold et Zucc. и *P. funebris* Kom. естественно произрастают на юге российского Дальнего Востока, а также широко культивируются на остальной территории России. Другие виды — *P. luchuensis* Mayr., *P. massoniana* Lamb., *P. tabuliformis* Carr., *P. taiwanensis* Hayata и *P. thunbergiana* Franco изредка культивируются на юге Европейской России.

Секц. 6. *Pinus*; Орлова, 2001. Новости сист. высш. раст. 33 : 27.

В России представлены 2 подсекции этой секции.

Подсекц. 1. *Pinus*; Орлова, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 27.

Представленные в России виды этой подсекции относятся к 2 рядам.

Ряд 1. *Kochianae* L. Orlova, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 28. — *Pinus* sect. *Silvestrae* Kondr. ser. *Hamatae* Kondr., 1960, Дикораст. хвойн. Укр. : 81, sine descr. latin.

К этому ряду принадлежат 3 вида: *P. sosnowskyi* Nakai (Вост. Предкавказье, Зап., Центр. и Вост. Кавказ, Закавказье), вне России произрастают на Балканском п-ове, в Крыму, сев. и зап. Турции; *P. kochiana* Klotzsch (Закавказье), растущий также в сев. Турции; оба вида иногда культивируются в Европейской России и Сибири: *P. armena* C. Koch (зап. и юго-зап. Закавказье), встречающийся также в сев.-вост. Турции и сев.-зап. Иране, и в культурных посадках в горном Крыму.

Ряд 2. *Pinus*; Орлова, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 30.

К этому ряду принадлежат 2 аборигенных для России вида: *P. sylvestris* L. (вся лесная зона Евразии) и *P. friesiana* Wich. (север европейской части и Западн. Сибири (на восток до п-ова М. Ямал)). Последний вид иногда встречается в культуре.

Подсекц. 2. *Montanae* (Kondr. ex Bobr.) L. Orlova, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 37.

В подсекцию входят 3 вида: *P. uncinata* Mill. ex Mirb. (Балканский п-ов), *P. pumilio* Haenke (Альпы) и *P. mugo* Turra (Карпаты), которые довольно широко культивируются в России.

Секц. 7. *Pinaster* Endl., 1847, Syn. Conif.: 166.

Хвоинки на брахибластах в числе 2—3 (5), 10—25 см дл., уплощенные, с килем или без киля, по краям с 40—65 зубцами на 1 см дл., жесткие. Влагалища брахибластов 1.3—4.5 см дл.; профиллы брахибластов 3—4.5 мм дл., с цельной тупой или выемчатой верхушкой; чешуевидные листья брахибластов широколанцетные, по краям бахромчатые. Верхушечные почки яйцевидно-конические или цилиндрические. Зрелые шишки симметричные, довольно крупные (10—25 см дл., 5—8 см толщ.), яйцевидно-конические, эллипсоидальные, поникающие. Семена 4—10 мм дл. с длинным (16—40 мм дл.) крылом.

Тип: *P. pinaster* Ait.

В России представлена 2 подсекциями.

Подсекц. 1. *Australes* Loud., 1838, Arb. Frut. Brit. 4 : 2255.

Хвоинки на брахибластах в числе 2—3 (5), с килем или без киля. Профиллы брахибластов 3—4 мм дл., широкотреугольные. Влагалища брахибластов 2—

3 см дл.; чешуевидные листья брахибластов с острыми, слегка отклоненными верхушками. Верхушечные почки 2—5 см дл. Апофизы почти плоские со слабо выраженным поперечным килем, немного выступающим пупком и коротким остроконечием.

Тип: *P. palustris* Mill.

В России представлена 2 рядами.

Ряд 1. *Palustres* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 15.

Хвоинки с хорошо выраженным килем. Верхушечные почки 2.5—4 (5) см дл. Профиллы брахибластов 4—4.5 мм дл. Монотипный ряд.

Тип: *P. palustris* Mill.

P. palustris Mill. (США: от юго-вост. Виргинии и центр. Флориды на запад до вост. Техаса) культивируется в России только на Черноморском побережье Кавказа (окр. Сочи).

Ряд (series) 2. Elliottiae L. Orlova ser. nov.

Aciculae ecarinata. Blastorum principalium gemmae 2.5—3. cm lg. Brachyblastorum prophylla 3 mm lg.

Typus: *P. elliottii* Engelm.

Хвоинки без киля. Верхушечные почки 2.5—3 см дл. Профиллы брахибластов 3 мм дл. — Монотипный ряд.

Тип: *P. elliottii* Engelm.

P. elliottii (США: от Ю. Каролины до Флориды) культивируется в России на Черноморском побережье Кавказа (район Сочи, адлерский дендропарк «Южные культуры»).

Подсекц. 2. *Pinaster* (Endl.) Shaw, 1914, Gen. *Pinus* : 50. — *Pinus* sect. *Pinaster* Endl., 1847, Syn. Conif. : 166, p. p. — *Pinus* sect. *Insignes* E. Murr. subsect. *Halepenses* Burgh ser. *Pinaster* (Endl.) E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 16.

Хвоинки на брахибластах в числе 2, без киля. Профиллы брахибластов 4—4.5 мм дл., треугольные. Влагалища брахибластов 1.3—1.5 см дл; чешуевидные листья брахибластов туповатые. Верхушечные почки 1.5—3 см дл. Апофизы ромбические, вздутые, с хорошо выраженным поперечным килем; пупок сильно выступающий с прямым или изогнутым остроконечием. — Монотипная подсекция.

Тип: *P. pinaster* Ait.

P. pinaster (Средиземноморье) культивируется в России на Черноморском побережье Кавказа (окр. Сочи).

Секц. 8. *Taeda* (Loud.) Spach, 1842, Hist. Nat. Veg. Phan. 11 : 387; E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 20; Малеев, 1949, Дер. куст. СССР, 1 : 223, p. p. — *Pinus* sect. *Banksia* Mayr, 1890, Wald. Nordamer. : 107, 426; Орлова, 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 37.

Тип: *P. taeda* L.

В России представлена 3 подсекциями.

Подсекц. 1. *Taeda* Loud., 1838, Arb. Frut. Brit. 4 : 2236.

Профиллы брахибластов 2—3 мм дл., широкотреугольные, с цельной тупой или выемчатой верхушкой. Влагалища брахибластов 0.7—1.5 см дл.; чешуевидные листья брахибластов тупые, б. м. расставленные. Хвоинки на брахибластах в числе 3 (4), 7—23 см дл., со слабо загнутыми краями и хорошо выраженным килем. Верхушечные почки 1—1.5 см дл.; их чешуи сближенные, довольно длинные, ланцетные.

Тип: *P. taeda* L.

В подсекции 3 североамериканских вида: *P. serotina* Mich. (США: от Нью Джерси до центр. и сев.-зап. Флориды и центр. Алабамы), *P. taeda* L. (США: от Делавэра к югу до центр. Флориды, на западе — от вост. Техаса к северу до южн. Теннесси) и *P. rigida* Mill. (Канада: юг Квебека; США: от Мена до Южн. Каролины и Огайо на запад), изредка культивируются в центральных и южных районах России.

Подсекц. 2. Clausae (E. Murr.) L. Orlova, comb. et stat. nov. — *Pinus* sect. *Banksia* Mayr subsect. *Contortae* Little et Critchf. ser. *Clausae* E. Murr. 1983, Kalmia, 13 : 12.

Профиллы брахибластов 1.3—1.5 (3) мм дл., широколанцетные, острые. Влагалища брахибластов 0.5—0.9 см дл.; чешуевидные листья острые, тесно сближенные. Хвоинки на брахибластах в числе 2—3, 5—10 см дл., со среднезагнутыми краями и без киля. Верхушечные почки 0.7—1 см дл.; их чешуи узколанцетные.

Тип: *P. clausa* Vasey.

Из 4 североамериканских видов подсекции: *P. clausa* Vasey, *P. virginiana* Mill., *P. echinata* Mill. и *P. glabra* Walt. в России на Черноморском побережье Кавказа (окр. Сочи) культивируются первые 3.

Подсекц. 3. *Contortae* Little et Critchf., 1966, U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 991 : 19; Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 93; Farjon, 1984, Pines: 196. — *Pinus* grex *Insignes* Shaw, 1914, Gen. *Pinus* : 76, p. p.

Профиллы брахибластов 1.8—2 мм дл., широкотреугольные, тупые. Влагалища брахибластов 0.6—0.8 см дл.; чешуевидные листья брахибластов немногочисленные, тупые, верхние 2—3-пленчатые, беловатые, остальные — более или менее темноокрашенные. Хвоинки на брахибластах в числе 2, 3—5 см дл., со среднезагнутыми краями и без киля. Верхушечные почки 0.5—1.5 см дл., яйцевидно-конические или цилиндрические; их чешуи ланцетные или широколанцетные, по краям с коротко-треугольными или узкими пленчатыми бахромками.

Тип: *P. contorta* Dougl.

В подсекции 2 североамериканских вида: *P. contorta* Dougl. и *P. banksiana* Lamb., которые широко культивируются в России.

Секц. 9. *Patulia* E. Murr. 1983, Kalmia, 13 : 16. — *Pinus* sect. *Pinaster* Endl. subsect. *Attenuatae* Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 93—94; Farjon, 1984, *Pines* : 196. — *Pinus* grex *Insignes* Shaw, 1914, Gen. *Pinus* : 76, p. p.

Хвоинки на брахибластах в числе 2—3 (4—5), 8—30 см дл., уплощенные, с хорошо выраженным килем, по краям с 30—63 зубцами на 1 см дл. хвоинки. Влагалища брахибластов 0.8—2.5 см дл.; профиллы 1.8—3 мм дл., широколанцетные или треугольные, туповатые; чешуевидные листья брахибластов широколанцетные, тупые (исключая *P. patula*). Верхушечные почки 0.7—2.5 см дл., конические, широкояйцевидные или яйцевидно-конические, острые; их чешуи ланцетные, по краям бахромчатые. Зрелые шишки асимметричные, апофизы на выпуклой стороне шишки сильно вздутые, горбовидные, пупок крупный с крепким остроконечием. Семена 5—8 мм дл., с крылом до 18 мм дл.

Тип: *P. patula* Schlecht. et Cham.

В России представлена 3 рядами.

Ряд (series) 1. Muricatae (E. Murr.) L. Orlova comb. et stat. nov. — *Pinus* sect. *Patulia* E. Murr. subsect. *Muricatae* E. Murr. 1983, Kalmia, 13 : 16.

Хвоинки на брахибластах в числе 2, с немного загнутыми краями, без киля или со слабо развитым килем, довольно жесткие. Верхушечные почки широкояйцевидные, заостренные; их чешуи широколанцетные, по краям редкобахромчатые. Чешуевидные листья брахибластов тупые; их профиллы 2—3 мм дл.

Тип (typus): *P. muricata* D. Don.

P. muricata (США: Калифорния, о-ва Санта-Крус и Санта-Роза; Мексика: Нижн. Калифорния) культивируется в России на Черноморском побережье Кавказа (окр. Сочи).

Ряд (series) 2. Attenuatae (Burgh) L. Orlova comb. et stat. nov. — *Pinus* sect. *Pinaster* Endl. subsect. *Attenuatae* Burgh. 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 93, p. p. — *Pinus* sect. *Patulia* E. Murr. subsect. *Radiatae* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 16, p. p.

Хвоинки на брахибластах в числе (2) 3 (4—5), со слабо загнутыми краями и хорошо выраженным килем, у большинства видов жесткие. Верхушечные почки яйцевидные или яйцевидно-конические; их чешуи ланцетные или узколанцетные. Чешуевидные листья брахибластов тупые или острые; профиллы 1.8—3 мм дл.

Тип (typus): *P. attenuata* Lemm.

К этому ряду принадлежат североамериканские виды *P. attenuata* Lemm., *P. radiata* D. Don, *P. greggii* Engelm. и *P. patula* Schlecht. et Cham., культивируемые в России на Черноморском побережье Кавказа (окр. Сочи).

Секц. 10. *Oocarpia* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 15. — *Pinus* sect. *Pinus* subsect. *Oocarpae* Little et Critchf., 1966, U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 991 : 19; Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 93; Farjon, 1984, *Pines* : 196. — *Pinus* grex *Insignes* Shaw, 1914, Gen. *Pinus* : 76, p. p.

Хвоинки на брахибластах в числе (2) 3—5, 10—35 см дл., уплощенные, с килем или трехгранные, по краям с 40—58 зубцами на 1 см дл. хвоинки, жесткие. Влагалища брахибластов 2—3 см дл.; профиллы 3—4 мм дл., широкотреугольные, с цельными туповатыми или выемчатыми верхушками; чешуевидные листья широколанцетные, по краям бахромчатые, острые. Верхушечные почки 1—2 см дл., яйцевидные; их чешуи более или менее расставленные, широко- или узколанцетные, по краям с узкими бахромками. Зрелые шишки 4—12 см дл., от широкоэллипсоидальных до эллипсоидально-конических, симметричные или иногда асимметричные. Апофизы почти плоские или слегка выпуклые, с плоским или вогнутым пупком, несущим небольшое острие. Семена 6—8 мм дл., с крылом до 18 мм дл.

Тип: *P. oocarpa* Schiede.

В России представлена 2 рядами.

Ряд 1. *Oocarpae* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 15.

Хвоинки трехгранные. Верхушечные почки широкояйцевидные; их чешуи широколанцетные с широкими пленчатыми бахромками. Профиллы брахибластов 4—4.5 мм дл. Монотипный ряд.

Тип: *P. oocarpa* Schiede.

P. oocarpa Schiede (Сев. Америка: Южн. Мексика; Центр. Америка: Гондурас и сев.-зап. Никарагуа) культивируется в России на Черноморском побережье Кавказа (Сочинский дендрарий).

Ряд 2. *Teocote* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 20.

Хвоинки уплощенные, со слабо загнутыми краями и хорошо выраженным килем. Верхушечные почки яйцевидные; их чешуи ланцетные. Профиллы брахибластов 3 мм дл.

Тип: *P. teocote* Schlecht. et Cham.

К этому ряду принадлежат 3 вида: *P. lawsonii* Roezl (Ю. Мексика), *P. teocote* (Мексика: от Чихуахуа и Коауила к югу до Чьялас; Центр. Америка: Зап. Гватемала) и *P. pringlei* Shaw (юго-западная Мексика). Из них в России (Сочинский дендрарий) культивируются только первые два.

Секц. 11. *Sabinia* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 18. — *Pinus* grex *Macrocarpae* Shaw, 1914. Gen. *Pinus* : 90.

Хвоинки на брахибластах в числе 3 или 5, 15—30 см дл., с хорошо выраженным килем или трехгранные, очень жесткие. Влагалища брахибластов 1.7—5 см дл.; чешуевидные листья туповатые. Зрелые шишки 10—35 см дл., широкояйцевидные или почти шаровидные. Семена очень крупные (18—30 мл дл.) с коротким утолщенным крылом.

Тип: *P. sabiniana* Dougl.

В России представлены 2 подсекции этой секции.

Подсекц. 1. *Torreyanae* Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 94; Farjon, 1984, Pines: 196. — *Pinus* grex *Macrocarpae* Shaw, 1914, Gen. *Pinus* : 90. — *Pinus* sect. *Pinus* subsect. *Sabinianae* Loud., ex Little et Critchf. 1969, U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 1144 : 17, p. p.

Хвоинки на брахибластах в числе 5, 17—25 см дл., трехгранные, по краям с 45—50 зубцами на 1 см дл. хвоинки. Влагалища брахибластов 3—3.5 см дл. Профиллы брахибластов 2.8—3 мм дл., широкотреугольные. Верхушечные почки 1.3—2.5 см дл., цилиндрические, на верхушке оттянутые в острие; их чешуи прижатые. Зрелые шишки 10—15 см дл. и толщ., симметричные, широкоэллипсоидальные. Апофизы с сильно выдающимся и утолщенным пупком. Семена 13—15 мм дл., крыло с утолщенной каймой, почти полностью окружающее семя. Монотипная подсекция.

Тип: *P. torreyana* Parry ex Carr.

P. torreyana Parry ex Carr. (США: Калифорния) культивируется в России на Черноморском побережье Кавказа (Сочинский дендрарий).

Подсекц. 2. *Sabinianae* Loud., 1838, Arb. Frut. Brit. 4 : 2246; Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 94; Farjon, 1984, Pines: 196.

Хвоинки на брахибластах в числе 3, уплощенные, с хорошо выраженным килем и слабо загнутыми краями, по краям с 20—34 зубцами на 1 см дл. Влагалища брахибластов 2—3, 5 см дл. Профиллы брахибластов 2—5 мм дл., треугольные, острые. Верхушечные почки 1.5—3.5 см дл., удлиненно-конические или яйцевидные, на верхушке заостренные; их чешуи узко- или широколанцетные, прилегающие, с пленчатой каймой и длинными пленчатыми бахромками по краям.

Тип: *P. sabiniana* Dougl.

В подсекцию входят 2 североамериканских вида: *P. sabiniana* Dougl. и *P. coulteri* D. Don, которые принадлежат к 2 рядам.

Ряд 1. *Sabinianae* (Loud.) E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 19.

Хвоинки по краям с 20—25 зубцами на 1 см их длины. Влагалища брахибластов 2.0—2.5 см дл. Зрелые шишки 10—25 см дл., 15 см толщ., эллипсоидально-шаровидные, слегка асимметричные, повисающие. Апофизы сильно выступающие; слившийся с апофизом пупок когтеподобный, с короткой верхушкой и широким основанием. Семена 18—30 мм дл., с коротким и очень толстым крылышком (15—25 мм дл.), узкоперепончатым по краю и охватывающим кольцеобразно семя. Монотипный ряд.

Тип: *P. sabiniana* Dougl.

P. sabiniana (США: Калифорния) культивируется в России на Черноморском побережье Кавказа (окр. Сочи).

Ряд 2. *Coulteranae* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 13.

Хвоинки по краям с 28—34 зубцами на 1 см их длины. Влагалища брахибластов 2—3.5 см дл. Зрелые шишки 25—34 см дл., 10—15 см толщ., асимметричные при основании, эллипсоидальные или удлиненно-эллипсоидальные, неповисающие, расположенные под углом к побегу. Апофизы пирамидальные, вздутые и оттянутые в острый придаток, загнутый к верхушке шишки в виде крючка или когтя. Семена 18—22 мм дл. с крылом до 25 мм дл., приблизительно поровну разделенным на утолщенное основание и перепончатую верхушку.

Тип: *P. coulteri* D. Don.

P. coulteri D. Don (США: Центр. Калифорния; Мексика: Нижняя и Южная Нижняя Калифорния) культивируется в России на Черноморском побережье Кавказа (Сочинский дендрарий, ботанический сад «Белые ночи»).

Секц. 12. *Ponderosae* (Loud.) Mast., 1904, Journ. Linn. Soc. Bot. 35 : 570. — *Pinus* sect. *Ternatae* Loud. subsect. *Ponderosae* Loud., 1838, Arb. Frut. Brit. 4 : 2243; Little et Critchf., 1969, U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 1144 : 16, p. p.; Burgh, 1973, Rev.

Palaeobot. Palynol. 15 : 94; Farjon, 1984, Pines : 196. — *Pinus* grex *Australes* Shaw, 1914, Gen. *Pinus* : 62, p. p.

Хвоинки на брахибластах в числе (2) 3 (4—5), 12—25 см дл., уплощенные, с хорошо выраженным килем, по краям с 28—45 зубцами на 1 см дл. хвоинки, жесткие. Влагалища брахибластов 1.5—3.5 см дл.; профиллы 3—4.5 мм дл., треугольные, туповатые; чешуевидные листья брахибластов острые. Верхушечные почки 1—2 см дл., яйцевидные или конусовидные; их чешуи сближенные, узколанцетные, по краям густо белобахромчатые. Зрелые шишки 5—15 см дл., до 5 см толщ., симметричные, удлиненно-яйцевидные или яйцевидно-конические. Апофизы слабо вздутые, с хорошо выраженным поперечным килем и радиально расходящимися складками; пупок приподнятый с прямым или искривленным остроконечием. Семена 5—10 мм дл. с крылом до 30 мм дл.

Тип: *P. ponderosa* Dougl.

В секцию входят 6 североамериканских видов: *P. jeffreyi* A. Murr., *P. ponderosa* Dougl., *P. arizonica* Engelm., *P. washoensis* Mason et Stockwell, *P. engelmannii* Carr. и *P. michoacana* Martinez; все они, за исключением предпоследнего вида, культивируются в южных и центральных районах европейской части России, причем *P. ponderosa* встречается в культуре также в Поволжье, на Урале и в Алтайском крае.

Секц. 13. *Pseudostrobus* Endl., 1847, Syn. Conif. : 166. — *Pinus* sect. *Pinea* Endl. subsect. *Pseudo-Strobus* (Endl.) Parl., in DC, 1868, Prodr. 16 (2) : 298. — *Pinus* sect. *Pinaster* Endl. subsect. *Pseudostrobi* (Endl.) Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 93. nom. inval.; Farjon, 1984, Pines : 196, nom. inval. — *Pinus* grex *Australes* Shaw, 1914, Gen. *Pinus* : 62, p. p. — *Pinus* sect. *Pinus* subsect. *Ponderosae* (Loud.) Little et Critchf., 1969, U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 1144 : 16, p. p.

Хвоинки на брахибластах в числе 5 (редко по 3—8), трехгранные, 17—40 см дл., повисающие, по краям с 35—50 зубцами на 1 см дл. хвоинки. Влагалища брахибластов 2.5—5 см дл.; профиллы 2—5 мм дл., треугольные, острые; чешуевидные листья острые. Верхушечные почки 2—3 см дл., длиннояйцевидные или конические; их чешуи более или менее расставленные, узколанцетные, по краям с узкой белой каймой и густыми беловатыми бахромками. Зрелые шишки 7—30 см дл., эллипсоидальные, эллипсоидально-конические или удлиненно-конические. Апофизы почти плоские, слегка приподнятые, вздутые или крючковидно отогнутые и вытянутые к основанию шишки. Семена 6 мм дл., с узким крылом до 30 мм дл.

Тип: *P. pseudostrobus* Lindl.

В секцию входят 7 мексиканских видов: *P. pseudostrobus* Lindl., *P. hartwegii* Lindl., *P. montezumae* Lamb., *P. cooperi* C. E. Blanco, *P. rudis* Endl., *P. durangensis* Martinez и *P. michoacana* Martinez; все они культивируются в России на Черноморском побережье Кавказа (Сочинский дендрарий).

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность и благодарность Н. Н. Цвелёву за помощь в подготовке статьи к публикации.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-46093) и в рамках Программы поддержки ведущих научных школ (№ 00-15-97818).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Орлова Л. В. Система дикорастущих и интродуцированных видов сосен (*Pinus*, *Pinaceae*) России. I. Подрод *Strobus* // Бот. журн. 2001a. Т. 86. № 4. С. 113—118.

Орлова Л. В. Систематический обзор дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода *Pinus* L. (*Pinaceae*) флоры России // Новости сист. высш. раст. 2001b. Т. 33. С. 7—40.

Орлова Л. В. О диагностических признаках вегетативных органов в роде *Pinus* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2001с. Т. 86. № 9. С. 33—44.

Britton N. L., Brown A. An illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British possessions. Ed. 2. New York. 1913. Vol. 1. XXX. 680 p.

SUMMARY

A sequel of system of the genus *Pinus* for the species aboriginal and cultivated in Russia is proposed. A number of new combinations is proposed.

УДК 582.999 Бот. журн , 2003 г., т. 88, № 6

Н. Н. Имханицкая

КОНСПЕКТ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *EPHEDRA* (*EPHEDRACEAE*). II. СЕКЦИЯ *MONOSPERMAE*

N. N. IMKHANITSKAYA. SYNOPSIS OF THE CAUCASIAN *EPHEDRA* SPECIES (*EPHEDRACEAE*). II. SECTION *MONOSPERMAE*

Ботанический институт им. В Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 07.10.2002

Приведены кавказские виды рода *Ephedra* (секция *Monospermae*) с указанием синонимов, типов и географического распространения. Обозначены лектотип и изолектотип (LE) для *E procera* Fisch. et C. A. Mey. и изолектотипы (2; LE) для *E. equisetina* Bunge. Дан ключ для определения кавказских видов рода *Ephedra* (секции *Ephedra* и *Monospermae*).

Ключевые слова: *Ephedraceae*, *Ephedra*, секция *Monospermae*, конспект видов, Кавказ.

Данная работа является продолжением критического конспекта кавказских видов рода *Ephedra* L. по материалам Гербария Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), а также литературным источникам (Имханицкая, 2003).

Для каждого таксона приведены наиболее важные синонимы, тип и ареал, при этом распространение на территории Кавказа дано в соответствии с районированием, разработанным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

Ephedra L.

Sect. 2. *Monospermae* Pachom.

1971, Раст. Центр. Азии, 6 : 28. — *Ephedra* sect. *Pseudobaccatae* Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw., Wien), 56, 2 (Art. Gatt. *Ephedra*) : 35, p. p.

Typus: *E. monosperma* C. A. Mey.

Subsect. 2. *Monospermae* I. Mussajev, 1978, Бот. журн. 63, 4 : 531, рис. 6 (карта). — Sect. *Ephedra* subsect. *Glabrae* Sosk. 1968, Бот. журн. 53, 1 : 86.

Typus: *E. monosperma* C. A. Mey.

1. *E. equisetina* Bunge, 1852, Beitr. Kenntn. Fl. Russl. (Lehm. Reliq.) : 324; id. 1854, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 7 : 500; Stapf, 1889, l. c. : 81, tab. 3, fig. 21, *1—4*; Фомин, 1928, Голонас. Кавк. Криму : 54 (Тр. Фіз.-мат. відд. Всеукр. Акад. наук, 11, 1 : 56), p. p.; Бобров, 1934, Фл. СССР, 1 : 203, p. p., excl. loc. «Зап. Закавк.»; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 71, 377 (Коммент., № 21), карта 66; Кадыров, 1950, Фл. Азерб. 1 : 79,

p. p., excl. loc. «Зап. Закавк.»; Сахок. 1959, Дендрофл. Кавк. 1 : 310, excl. syn. *E. nebrodensis*; P. A. Schmidt, 2002, Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. 87 : 69. — *E. subalpina* A. Lehm. 1852, in Helmersen, Al. Lehmann's Reise nach Buchara u. Samark. in den Jahren 1841 u. 1842 : 140, in nota, excl. syn. — *E. procera* Fisch. et C. A. Mey. var. α *typica*: Regel, 1880, Acta Horti Petropol. 6, 2 : 480, p. p., quoad syn. «*E. equisetina* Bge. reliq. Lehm. n° 1310». — *E. nebrodensis* Tin. ex Guss. subsp. *equisetina* (Bunge) Greuter et Burdet, 1984, Willdenowia, 13, 2 : 278 («1983»). — *E. nebrodensis* auct. non Tineo ex Guss.: Boiss. 1884, Fl. Or. 5, 2 : 713, p. p., quoad syn. *E. equisetina* et pl. e «Karatau (Lehm.)»; Шмальг. 1897, Фл. Ср. и Южн. России, Крыма и Сев. Кавк. 2 : 674. — *E. procera* auct. non Fisch. et C. A. Mey. : Фомин, 1928, цит. соч. : 53 (55), p. min. p. — *E. major* auct. non Host : Freitag a. Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in South-West Asia, 10 : 12, map 8, p. p., quoad syn. *E. equisetina*.

Описан из Средней Азии (Зап. Памиро-Алай, Зеравшанский хр.) («An den Felsen am oberen Sarafschan bis in die subalpine Region des Karatau um den See Kara-Kulan»). Lectotypus [♀ defl. fr. immat.] — P, isolecto. (2) — LE!

Примечание. Вид описан А. А. Бунге (Bunge, 1852, 1854) по гербарным экземплярам («rami steriles et feminei deflorati, fructu nondum maturo»), собранным в 1841 г. А. Леманом в двух местонахождениях — на скалах в верхнем течении р. Зеравшан («13» IX) и на крутых, поросших густым лесом из *Juniperus excelsa* Bieb. склонах гор Каратау (субальпийский пояс), окружающих оз. Кара-Кулан (оно же Кули-Калан; по Липскому, 1902 : 105, Кули-калон) («18» IX). Даты сбора гербарных образцов, указанные Бунге в протологе неточно, должны быть соответственно 8 IX и 14 IX, судя по подробному описанию своего путешествия Леманом (Helmersen, 1852) и комментариям В. И. Липского (1902 : 104—105); последний уточнил, по Бунге, названия приведенных Леманом растений, в том числе *E. subalpina* A. Lehm. (см. далее).

E. equisetina, по-видимому, не был лектотипифицирован. Указания Е. Г. Боброва (1934 : 203) и М. Г. Пахомовой (1971 : 28) на нахождение типа *E. equisetina* в Ленинграде ошибочны. Из 3 типовых экземпляров этого вида, хранящихся в LE (сектор Средней Азии) и представленных стерильными побегами, 2 имеют также пакетики с незрелыми мегаконстробилами (собраниями женских стробилов). Типовые образцы снабжены стандартными, выполненными типографским способом этикетками коллекции Лемана — «Alexandri Lehmann Reliquiae botanicae No», «Al. Bunge» с надписями на них Бунге «*E. equisetina* m.». Однако отсутствие на этикетках даты и места сбора, а также номера «1310» (последний соответствует номеру вида в работе Бунге и должен обязательно присутствовать на этикетках типовых образцов в Париже (P)) указывают на то, что типовые экземпляры *E. equisetina* в LE являются дубликатами типовых экземпляров — лектотипа (♀ defl. fr. immat.), если таковой обозначен, и синтипа (steril.), которые находятся в Париже вместе с другими гербарными материалами Бунге (включая типы), приобретенными французским ботаником E. St.-Ch. Cosson (см. Stafleu, Cowan, 1976 : 407).

«Леман сам описал, хотя кратко, новый вид *Ephedra subalpina* Lehm.» (см. Helmersen, 1852 : 140, in nota), о котором Бунге не знал и «вторично описал как *E. equisetina*» (Липский, 1902 : 106).

ВК: В. Сулак., Ман-Самур.

Ошибочно указан для Зап. Закавказья Бобровым (1934 : 203; см. коммент. А. А. Гроссгейма, 1939 : 377, № 21) и Г. М Кадыровым (1950 : 79).

Сев. (Зап. Сибирь—южн. Алтай; Вост. Сибирь — южн. Тыва (Тува), Ханминчун, 1988 : 85, карта 73), Ср. (Казахстан, Туркмения — Большие Балханы, Копетдаг; Таджикистан, Киргизия), Центр. (Монголия, Китай) Азия.

Указания *E. equisetina* для Турции (Ольтинский округ, Бардус; Фомин, 1928 : 54 (56); Гроссгейм, 1939 : 71, карта 66) ошибочны и относятся к *E. procera* Fisch. et C. A. Mey. (см. Медведев, 1905 : 49).

Примечание. *E. equisetina*, широко распространенный в горах Средней и Центральной Азии вид, на Кавказе, западном пределе обширного ареала, сравнительно редок и, по-видимому, встречается только в Дагестане. Как показывает изучение гербарных сборов эфедры Ф. Н. Алексеенко в горах близ сел. Цудахар (Левашинский р-н) (LE!), определенных А. В. Фоминым, наряду с типичными для этого вида растениями со сросшимися на 2/3 внутренними чешуями мегастробилов (верхняя пара) («3600′, in rupibus, 18 VII 1898, N 600»; «*Ephedra equisetina* Bunge bracteis intimis ad 2/3 connatis ramulis scabriusculis» fide A. Fomin in sched.), в том же местонахождении присутствуют также экземпляры эфедры, принадлежащие к гибриду *E. procera* × *E. equisetina* с меньшим (до 1/2) сращением чешуй («3700′, in rupibus calcareis, in decliv. merid., 17 VII 1898, N 595»; «*Ephedra Nebrodensis* [var.] *procera* × *E. equisetina* — форма, переходная от первой ко второй. Сращение внутренних прицветников [чешуй] доходит до 1/2» fide A. Fomin in sched.). Приведенные выше экземпляры отнесены Фоминым (1928 : 55 (57)) к *E. equisetina* без ссылки на гибридогенную природу последнего.

Указания на нахождение *E. equisetina* в Азербайджане (ВЗ: Ширв.; «Ахар-Бахар по р. Чикал-чаю [Чикильчай] в Шемах. р.»; Гроссгейм, 1939 : 71, карта 66, но не приведен им же, 1949 : 40; Кадыров, 1950 : 79; Сахокиа, 1959 : 310, «по ущ. р. Чикилчай в Азерб.») относятся также к гибриду *E. procera* × *E. equisetina* со сращением внутренних чешуй мегастробилов более 1/2, как показывает изучение в LE гербарного экземпляра «Gub. Baku, distr. Schemacha, pr. jugum Achar-Bachar ad fl. Czikal-czai, 3500′, in herbosis abruptis, 26 VII 1900, N 590, Alexeenko»; последний хотя и был определен Фоминым в LE как «*Ephedra equisetina* Bunge», однако отнесен им (Фомин, 1928 : 54 (56)) к *E. procera* Fisch. et C. A. Mey. Гербарные экземпляры гибридогенного происхождения (*E. procera* × *E. equisetina*) отмечены также в других районах Азербайджана (ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗ: Ю. Караб.).

Гибриды *E. procera* × *E. equisetina*, приведенные под названием *E. equisetina* var. *transcaspica* M. Pop. (1932, Фл. Туркм. 1, 1 : 21, p. p.), широко распространены в горной Туркмении (Большие Балханы, Копетдаг) (Пахомова, 1968 : 32).

E. equisetina, малоизученный на Кавказе вид, нуждается в критической ревизии на основе новых и полных гербарных сборов, с обязательным присутствием женских экземпляров с мегастробилами, без которых в гербарии практически невозможна точная идентификация этого вида, а также в изучении его изменчивости в природных местообитаниях.

Видовая самостоятельность *E. equisetina* не признается некоторыми ботаниками, которые считают этот вид либо синонимом *E. procera* или *E. nebrodensis* Tineo ex Guss., либо подвидом (*E. nebrodensis* subsp. *equisetina* (Bunge) Greuter et Burdet) последнего. H. Freitag a. M. Maier-Stolte (1994 : 12, карта 8) отнесли близкие виды *E. equisetina* и *E. procera* в синонимы *E. major* Host (1831, Fl. Austr. 2 : 671; = *E. nebrodensis*); обширный ареал последнего охватывает горы Средиземноморья, Турции и Кавказа, Ирано-Туранскую и Центрально-Азиатскую флористические области.

2. *E. procera* Fisch. et C. A. Mey., 1844, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 10 : 45 («1845»); C. A. Mey., 1846, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 6, Sci. Math. pt 2, Sci. Nat. 5 (7), 3 : 281, 296 (Addenda), fig. 6 (tab. 4) (Vers. Monogr. Gatt. *Ephedra* : 91, 106 (Addenda)); Медв., 1905. Дер. и куст. Кавк., изд. 2, 1 : 48, cum tab., p. p., excl. loc. «circa Novorossijsk»; он же, 1919, цит. соч., изд. 3 : 365; Сахок., 1959, Дендрофл. Кавк. 1 : 310, карта 123, p. p. — *E. procera* var. *chrysocarpa* C. A. Mey., 1846, l. c. : 282 (92) («α.»). — *E. procera* var. *erythrocarpa* C. A. Mey., 1846, l. c. : 282 (92) («β.»). — *E. graeca* C. A. Mey., 1846, l. c. : 283 (95), 297 (107) (Addenda), fig. 7 (tab. 5); Медв., 1905, цит. соч., изд. 2, 1 : 49. — *E. nebrodensis* Tineo ex Guss. var. β. *procera* (Fisch. et C. A. Mey.) Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw., Wien), 56, 2 (Art. Gatt. *Ephedra*) : 80, tab. 3, fig. 20, *3—5*. — *E. nebrodensis* subsp. *procera* (Fisch. et C. A. Mey.) K. Richt., 1890, Pl. Europeae, 1 : 8. — *E. major* Host subsp. *procera* (Fisch. et C. A. Mey.) Bornm., 1928, Bot. Jahrb. 61, 4, Beibl. 140 : 185; Freitag a. Maier-Stolte, 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 49; P. A. Schmidt, 2002, Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. 87 : 69. — *E. major* subsp. *procera* (Fisch. et C. A. Mey.) Markgraf, 1964,

Feddes Repert. 70, 1 : 4, comb. superfl.; id. 1964, Fl. Europ. 1 : 40; Тахт. 1972, в Тахт. и Фед., Фл. Ерев., изд. 2 : 53; Jalas a. Suominen, 1973, Atlas Fl. Europ. 2 : 40, map 200. — *E. monostachya* auct. non L. : Güldenst. 1787, Reise d. Russl. u. Kauk. Geb. 1 : 422; C. A. Mey., 1831, Verz. Pfl. Cauc. : 40, N 299, p. p., quoad loc. «prope acidulam Nartzana»; Hohen., 1833, Bull. Soc. Nat. Moscou, 6 : 246; id. 1838, Enum. Pl. Talysch : 27, p. p. — *E. vulgaris* Rich. γ. *submonostachya* auct. non C. A. Mey. : Ledeb., 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 663, p. p., quoad pl. ex «Iberia» et e «territ. Elisabethopol.». — *E. distachya* auct. non L.: Boiss., 1884, Fl. Or. 5, 2 : 713, p. p.; Stapf, 1889, l. c. : 66, p. p.; Радде, 1901, Колл. Кавк. музея, 2 : 178, p. p.; Гроссг., 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 70, карта 65, p. p.; он же 1949, Опр. раст. Кавк. : 40, p. p.; Сахок. 1959, Дендрофл. Кавк. 1 : 309, карта 124, p. p.; Связева, 1977, Ареалы дер. и куст. СССР, 1 : 40, карта 18А, Аа, p. p. — *E. nebrodensis* auct. non Tineo ex Guss. : Boiss., 1884, l. c. : 713, p. p., quoad syn. *E. procera* et *E. graeca*; Шмальг., 1897, Фл. Средн. и Южн. России, Крыма и Сев. Кавк. 2 : 674, p. p., quoad syn. *E. procera*; Липский, 1899, Тр. Тифл. бот. сада, 4 (Фл. Кавк.) : 497; Радде, 1901, цит. соч., 2 : 178; D. Heller a. Heyn, 1994, Consp. Fl. Or. : 17, p. p., quoad syn. *E. procera*. — *E. vulgaris* auct. non Rich. : Медв., 1905, цит. соч., изд. 2, 1 : 49—50, cum tab., p. p.; он же, 1919, цит. соч., изд. 3 : 365, p. p.; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 30, p. p. — *E. major* auct. non Host : Coode a. Cullen, 1965, Fl. Turk. 1 : 85, p. p., quoad «var. *procera*»; Riedl, 1967, Sci. Pharm. 35, 3 : 228, p. p., quoad syn. *E. procera*; Freitag a. Maier-Stolte, 1994, l. c., 10 : 12, map 8, p. p., quoad syn. *E. procera*. — *E. excelsa* Fisch. et C. A. Mey. in sched., nom. nud.

Описан по материалам из Центрального, Восточного и Южного Закавказья и Северного Ирана («...in Iberia pr. Tiflis, pr. Helenendorff, in valle Koschadara provinciae Nakitschiwan et in Persiae provincia Aderbeidschan»). Lectotypus (Freitag, 13 VIII 1994, in sched.; emend. Имханицкая, hoc loco): Восточное Закавказье, «in regionib[us] caucas[icis], N 1090, [♀ fl.], Hohenack[er] (sub nom. *Ephedra procera* Fisch. Mey.!)» (LE!, isolecto. — LE!).

Примечание 1. Описанный Ф. Б. Фишером и К. А. Мейером (Fischer et Meyer, 1844) вид *E. procera* был обнародован под № «901» в разделе «Animadversiones botanicae» («Ботанические заметки») «Index decimus seminum...»; дата публикации последнего — декабрь 1844 г. (см. Trautvetter, 1871, Тр. Петерб. бот. сада, 1, 1 : 2), а не «1845», как ошибочно обозначено на титуле выпуска и указано в номенклатурных цитатах *E. procera* некоторыми ботаниками (Пахомова, 1968 : 33; Черепанов, 1973 : 232; Связева, 1977 : 43).

Авторы вида в протологе не привели типа и не процитировали изученные ими гербарные образцы; ссылки на последние (в том числе сборы Э. И. Эйхвальда, О. И. Шовица, а также Ф. А. Коленати и Р. Ф. Гогенаккера в окр. немецкой колонии Геленендорф (Еленендорф) (близ г. Елизаветполь [Кировабад])) были даны позднее Meyer (1846 : 282—283 (92—93)) в монографии р. *Ephedra*.

Типовой материал *E. procera*, хранящийся в LE кроме лектотипа и изолектотипа представлен также синтипами и их дубликатами (около 20 гербарных экземпляров).

Бобров (1934 : 204) при указании типа *E. procera* во «Флоре СССР» («Описан из окр. Тифлиса [Тбилиси]. Тип в Ленинграде»; см. также Кадыров, 1950; Тахтаджян, 1954), по-видимому, исходил из протолога (см. выше). Однако его указание могло быть основано также на гербарном образце «Kauk. Gebs., Tiflis, [♂ fl.], Eichwald. Herb. Fischer (sub nom. *E. monostachya*)» (LE!) (синтип *E. procera*), собранном Эйхвальдом в окр. Тифлиса во время его путешествия по Кавказу в 1825—1826 гг. (см. Eichwald, 1833, Plant. nov. vel min. cognit. casp.-cauc. 2 : 26); последний, однако, Бобровым не был тестирован.

H. Riedl (1963 : 7) в обработке р. *Ephedra* во «Flora Iranica» ошибочно принял за тип *E. procera* гербарный образец «Kolenati et Fritsche», приведенный Meyer (1846 : 282 (92)) и происходящий из местонахождения («Ad ripam dextram torrentis, inter Darial et Kasbek») (ЦК: В. Тер.), не упомянутого в протологе этого вида.

H. Freitag при просмотре гербария *Ephedra* в LE (Кавказский сектор) обозначил в качестве лектотипа *E. procera* (in sched.; «13 VIII 1994») гербарный лист со смонтированными на нем 2 фрагментами — мужского (♂ fl.) и женского (♀ fl.) растений; последние сопровождены 2 этикетками — одна из них с № «1090» («in regionib[us] caucas[icis], leg. Hohenack[er] (sub nom. «*E. procera* Fisch. Mey.!)») написана Мейером, другая, с № «1090?» («Im Bade bey Kumbaschi (sine nom.))», — оригинальная этикетка Гогенаккера, не имеет отношения к типовым экземплярам и, по-видимому, ошибочно помещена на указанный выше гербарный лист. Эта этикетка, очевидно, принадлежит к гербарным образцам *E. procera*, фрагментам мужского и женского растений, смонтированным на одном гербарном листе (LE, Общий сектор) с переписной этикеткой «Caucasus, Kumbaschi, [♀ fl., ♂ fl.], Hohenacker (*E. nebrodensis* Tin. var. *procera* Fisch. et C. A. Mey. fide Stapf in sched.)»; последние собраны Гогенаккером в Талыше, сел. Кумбаши (Ленкоранский р-н).

На основании изучения гербарных материалов кавказских *Ephedra*, хранящихся в LE, нами уточнен лектотип *E. procera*, установленный Freitag в LE спустя 150 лет после обнародования этого вида. Как лектотип нами обозначен фрагмент женского растения, фрагмент мужского растения является синтипом. Гербарный лист со смонтированными на нем дубликатами лектотипа (изолектотип) и синтипа (изосинтип) с этикеткой Гогенаккера, но без номера «1090» и определения Мейера («An N...enhügeln um Helenendorf, Apr., [♀ fl., ♂ fl.], [Hohenacker]. Tat. Chatirchuiruchi (cauda muli); Arm. Tschürhäk» (LE!)), хранится в гербарных фондах LE (Общий сектор). Именно этот гербарный экземпляр был приведен R. F. Hohenacker (1833 : 246, sub *E. monostachya*; «In collibus aridis prope col. Helenend. Floret Aprili. Tat. Chatirchuiruchi (cauda muli)») в «Перечне растений Елизаветпольской губернии», а также указан позднее Meyer (1846 : 281 (91), 283 (93)) («*E. monostachya*» «Chatirchui-ruchi (cauda-muli), Tatar. (Hohenack.)», «Tschürhäk, Armen.»; «prope Helenendorff! (Hohenack.)») в монографии р. *Ephedra*.

ЗК: В. Куб.; ЦК; ВК; В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ; Т.

Указан для ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1949 : 40; Сахокиа, 1959 : 310, карта 123; Лачашвили, 1971 : 147, карта 5, 2; Связева, 1977 : 43, карта 20А, Аа) и ЮЗЗ: Араг. (Сахокиа, 1959 : 310, карта 123).

Юго-Вост. Европа (южн. Югославия, вост. Греция); Средиз. (южн. Греция); Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан, Пакистан) и Ср. (Туркмения — Западный и Центральный Копетдаг, Большие Балханы; Пахомова, 1968 : 33) Азия.

Примечание 2. Указание *E. procera* для ЗК: Уруп-Теб. (sub *E. major*, Воробьева и Онипченко, 2001 : 11) в списке видов растений Тебердинского заповедника нуждается в проверке, поскольку этот вид ранее (Гроссгейм, 1939 : 71, карта 67; Сахокиа, 1959 : 310, карта 123; Галушко, 1978) для этого района не приводился.

E. procera не встречается в Северо-Западном и Западном Закавказье; он не приведен для этих районов Гроссгеймом (1939), М. Ф. Сахокиа (1959) и И. Я. Лачашвили (1971). Указания *E. procera* для СЗЗ: Анап.-Гел. (окр. Новороссийска; Медведев, 1905 : 49; Флеров и Флеров, 1926 : 12) основаны на ошибочно определенных гербарных образцах, в действительности принадлежащих к *E. distachya* (см. Зернов, 2000а : 14; он же, 2000б : 54).

Ошибочные (из-за неточно приведенных ботаниками районов гербарных сборов в Грузии) указания *E. procera* для Западного Закавказья (Рион.-Квир., Инг.-Рион.) (Parlatore, 1868 : 358, «in Imeretia (Güldenst.)»; sub *E. vulgaris*, Гроссгейм, 1928 : 30, «Гр.: Кут.» [Кутаисская губ.]) в действительности относятся к Центральному Закавказью (Карт.-Ю. Ос.). Именно оттуда происходят гербарные образцы *E. procera*, собранные в 1772 г. И. А. Гильденштедтом (Güldenstädt, 1787 : 422) на р. Ксани (приток Куры) («um Flüssbett») («Ad fluv. Ksani (Güldenst.)», Meyer, 1846 : 283 (98); «Ad flum. Ksan. Güldenstädt!», Фомин, 1928 : 53 (55)) и определенные им как *E. monostachya*, а также, по-видимому, гербарный образец в LE «Imeretia, N 491» (sub *E. monostachya*; коллектор не указан). Эфедра не указана Гильденштедтом в списке видов растений, собранных им в Западном Закавказье на р. Риони и в Имеретии.

Гербарные экземпляры *E. procera* в LE с отпечатанными типографским способом этикетками «In regione Pontica. N. Kousnetzoff» (№ 25, 89) собраны Н. И. Кузнецовым, по-видимому, в Центр. Закавказье летом 1890 г. во время экспедиции Имп. Русского Географического общества, участником которой он был, а не в Колхиде («Понтийской, или Колхидской, области», по Кузнецову), где этот род не встречается.

E. procera не указан С. К. Черепановым (1995) для Средней Азии. Riedl (1963) указан для Туркмении, но не приведен им для Турции. Указание Meyer (1846 : 283 (93)) на возможное присутствие *E. procera* в восточноалтайских горах («in montibus altaicis orientalibus, versus fluvium Tschuja») (Зап. Сибирь), откуда он видел похожие на кавказские растения мужские экземпляры эфедры, по-видимому, относится к *E. equisetina* Bunge (см. выше).

Разновидности *E. procera* — var. *chrysocarpa* C. A. Mey. и var. *erythrocarpa* C. A. Mey., описанные Meyer (1846) по гербарным сборам Коленати (V—VI 1844) близ колонии Геленендорф («territ. Elisabethop., prope Helenendorf (sub nom. *E. monostachya*)») (LE!) (ВЗ: Мург.-Муровд.) и произрастающие вместе («Varietates α et β promiscue crescunt. (Kolen.)»), отражают размах изменчивости формы и окраски зрелых собраний мегастробилов (желтых, яйцевидно-продолговатых с включенным в мякоть семенем — у var. *chrysocarpa* и красных, шаровидно-овальных со слегка выставляющимся семенем — у var. *erythrocarpa*) в пределах вида. По наблюдениям Я. С. Медведева (1905 : 48), указанные выше разновидности представляют собой «слабо выраженные и не всегда постоянные формы, не отличаемые позднейшими авторами (Boissier, Stapf, Липский)». Они не приведены также в обработках рода *Ephedra* Фоминым (1928), Бобровым (1934), Кадыровым (1950) и А. Л. Тахтаджяном (1954, 1972) (но приведены Медведевым, 1905 : 48, 1919 : 366; Сосновским, 1925 : 14, 1941 : 64; Сахокиа, 1959 : 311; Лачашвили, 1971 : 148, табл. 25, *2*—*3*).

E. procera очень близок к *E. equisetina* Bunge (см. выше), от которого отличается главным образом менее высоко сросшимися внутренними чешуями (верхняя пара) мегастробилов (от 1/3, что типично для вида, до почти 1/2 на одном и том же экземпляре; 1/3—2/5, по Freitag a. Maier-Stolte, 1994 : 12), и гибридизирует с последним в местах их совместного произрастания (ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.) (см. выше). Гербарные экземпляры гибридогенного происхождения с промежуточными между *E. procera* и *E. equisetina* признаками (срастание внутренних чешуй мегастробилов более чем на 1/2), отмечены также в Восточном (ВЗ: Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур.) и Южном (ЮЗ: Ю. Караб.) Закавказье.

Freitag a. Maier-Stolte (1994) отнесли *E. procera*, а также *E. equisetina* в синонимы *E. major* Host.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *EPHEDRA*

1. Веточки шероховатые. Мегаконстробилы (собрания мегастробилов) из 2 (реже 3) мегастробилов, обычно двусемянные; семена плоско-выпуклые. Кустарники не более 1 м выс. . . . . 2.

+ Веточки гладкие. Мегаконстробилы (собрания мегастробилов), редуцированные до одного стробила, односемянные; семена двояковыпуклые. Кустарники (иногда древовидные) до 1.5—2 м выс. . . . . 5.

2. Микропилярные трубки прямые или однократно извитые, до 2 мм дл. . . . . . . 3.

+ Микропилярные трубки многократно извитые, часто закрученные в виде штопора, 3—6 мм дл. (распрямленные) . . . . 4. *E. intermedia.*

3. Растения 0.2 (0.3—0.5) м выс., с прямыми или часто вверху закрученными желтовато-зелеными, по ребрам мелкобородавчатыми побегами. Вполне развитые влагалища в нижней части желтовато-беловатые или слегка рыжеватые. Микроконстробилы (собрания микростробилов) по 2—3 на общей ножке и одиночные в пазухах листьев на одном и том же растении или только одиночные.

Внутренние чешуи мегастробилов (верхняя пара) сросшиеся наполовину или выше. Микропилярные трубки прямые, до 1.5 мм дл. (распрямленные) . . . . 1. *E. distachya.*

+ Растения 0.2—0.6 (1) м выс., с крепкими прямыми, лишь иногда вверху чуть закрученными побегами. Часть микроконстробилов (собраний микростробилов) на растении по 2—3 на общей ножке . . . . 4.

4. Вполне развитые влагалища в нижней части черновато-коричневые по всей окружности. Микропилярные трубки 0.5—1.2 мм дл., прямые или слегка изогнутые . . . . 3. *E. aurantiaca.*

+ Влагалища в нижней части желтоватые или рыжеватые до светло-коричневых по всей окружности или лишь со стороны зубцов. Микропилярные трубки 1—1.2 (2) мм дл., однократно извитые (почти S-образные), реже прямые (на одном растении) . . . . 2. *E. vvedenskyi.*

5(1). Побеги 1.5—2 мм в диам., сизые или зеленые. Влагалища красновато-коричневые или темно-коричневые, более или менее утолщенные в нижней части со стороны зубцов. Внутренние чешуи мегастробилов (верхняя пара) сросшиеся на две трети длины. Кустарники до 1.5 м выс.. . . . . 5. *E. equisetina.*

+ Побеги более тонкие, 1—1.5 мм в диам., зеленые или сизоватые. Влагалища желтовато-беловатые или желтовато-рыжеватые, иногда коричневые, почти не утолщенные. Внутренние чешуи мегастробилов (верхняя пара) сросшиеся на одну треть или почти наполовину. Кустарники до 2 м выс. . . . . 6. *E. procera.*

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 99-04-49790 и 02-04-49788).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Сем. Эфедровые — *Ephedraceae* Wettst. // Флора СССР. М.; Л., 1934. Т. 1. С. 195—204.

Воробьева Ф. М., Онипченко В. Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. М., 2001. Вып. 99. 99 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 320 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1928. Т. 1. 296 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1939. Т. 1. (Тр. Бот. ин-та Азерб. фил. АН СССР. Т. 8 (48)). 402 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья. М., 2000а. 130 с.

Зернов А. С. О видах, исключаемых из флоры Северо-Западного Закавказья // Бюл. Моск. общ-ва испыт. прир. отд. биол. 2000б. Т. 105. Вып. 2. С. 54—55.

Имханицкая Н. Н. Конспект кавказских видов рода *Ephedra* (*Ephedraceae*). I. Секция *Ephedra* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5. С. 139—148.

Кадыров Г. М. Сем. *Ephedraceae* Wettst. — Хвойниковые Эфедровые // Флора Азербайджана. Баку, 1950. Т. 1. *Polypodiaceae* — *Gramineae*. С. 76—80.

Лачашвили И. Я. Ephedraceae Wettst. // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1971. Т. 1. С. 145—148.

Липский В. И. Флора Средней Азии, т. е. Русского Туркестана и ханств Бухары и Хивы. Ч. 1. Литература по Средней Азии // Тр. Тифл. бот. сада. 1902. Вып. 7. Кн. 1. 245 с.

Медведев Я. С. Деревья и кустарники Кавказа. 2-е изд. Тифлис, 1905. Вып. 1. 54 с.; 3-е изд. Тифлис, 1919. 485 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Пахомова М. Г. Ephedraceae — Хвойниковые // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры Средней Азии. Ташкент, 1968. Т. 1. С. 25—34.

Пахомова М. Г. Сем. *Ephedraceae* Dum. 1. *Ephedra* L. // Растения Центральной Азии / Под ред. В. И. Грубова. Л., 1971. Вып. 6. С. 25—33.

Радде Г. И. Коллекции Кавказского музея. Тифлис, 1901. Т. 2. Ботаника. 201 с.

Сахокиа М. Ф. Сем. *Ephedraceae* Wettst. — Хвойниковые // Дендрофлора Кавказа (Дикорастущие и культурные деревья и кустарники). Тбилиси, 1959. Т. 1. С. 305—313.

Связева О. А. Сем. *Ephedraceae* Dum. — Хвойниковые (Эфедровые) // Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1977. Т. 1. Тиссовые — Кирказоновые. С. 40—43, 45. Карты 18 (А, Аа; Б), 19А, 20 (А, Аа), 21А.

Сосновский Д. И. Род *Ephedra* L. — Хвойник. Кузьмичёва трава // Гроссгейм А А., Сосновский Д. И., Шишкин Б. Н. Флора Тифлиса. Тифлис, 1925. Ч. 1. С. 13—14 (Trav. Mus. Georgie. N 3).

Сосновский Д. И. Ephedraceae Wettst. // Флора Грузии. 1-е изд. Тбилиси, 1941. Т. 1. *Hymenophyllaceae — Gramineae.* С. 64 (На грузинск. яз.).

Тахтаджян А. Л. Сем. *Ephedraceae*, Хвойниковые // Флора Армении. Ереван, 1954. Т. 1. *Lycopodiaceae — Fumariaceae.* С. 100—103.

Тахтаджян А Л. Ephedraceae — Эфедровые // Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Определитель дикорастущих растений Араратской котловины. 2-е изд. / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1972. С. 53.

Флеров А. Ф., Флеров В. А Растительность Северо-Черноморского побережья Кавказа. Часть 1. Растительность полуострова Абрау и побережья Анапа-Новороссийск // Тр. Сев.-Кавк. ассоц. научно-исслед. ин-тов. 1926. Т. 8. С. 1—94.

Фомин А. В. Голонасінньові Кавказу та Криму. Київ, 1928. С. 1—60 // Тр. Фіз.-мат. відд. Всеукр. Акад. наук. 1928. Т. 11. Вып 1. С. 3—62.

Ханминчун В. М. Семейство *Ephedraceae* — Эфедровые, Хвойниковые // Флора Сибири / Под ред. И. М. Красноборова. Новосибирск, 1988. Т. 1. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae.* С. 85—86.

Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., 1973. 668 с.

Черепанов С. К Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Bunge A. Beitrag zur Kenntniss der Flor Russlands und der Steppen Central-Asiens. Erste Abtheilung / Alexandri Lehmann reliquiae botanicae etc. St. Petersburg, 1852. 370 S. (seors. impr.). (Mém. Sav. Étr. Pétersb. 1854. T. 7 P. 177—536).

Fischer F. E. L., Meyer C A. Ephedra procera // Index decimus seminum, quae Hortus botanicus imperialis Petropolitanus pro mutua commutatione offert, Animadversiones botanicae. Petropolis, 1844 («1845»). P. 45.

Freitag H., Maier-Stolte M. Ephedraceae // Browicz K. Chorology of trees and shrubs in South-West Asia and adjacent regions. Poznań, 1994. Vol. 10. P. 5—16.

Güldenstädt J. A. Reisen durch Russland und im Kaukasischen Gebirge. Auf Befehl der Russisch-Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften herausgegeben von P S Pallas St Petersburg, 1787. Th. 1. 511 S.

Helmersen G. von. Alexander Lehmann's Reise nach Buchara und Samarkand in den Jahren 1841 und 1842. Nach den hinterlassenen Schriften desselben bearbeitet und mit Anmerkungen versehen. St. Petersburg, 1852. 342 S. (Beitr. zur Kenntn. d. Russ. Reiches von Baer u. Helmersen, 1852. Bd 17).

Hohenacker R. F. Enumeration plantarum in territorio Elisabethopolensi et in provincia Karabach sponte nascentium, quas collegit... // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1833. T. 6. P. 210—261.

Meyer C. A. Versuch einer Monographie der Gattung *Ephedra*, durch Abbildungen erläutert // Mém. Acad. Sci. Pétersb. Sér. 6. Sci. Math. Pt 2. Sci. Nat. 1846. T. 5 (7). Fasc. 3. P. 225—298.

Meyer C. A. Versuch einer Monographie der Gattung *Ephedra*, durch Abbildungen erläutert. St. Petersburg, 1846. S. 35—108.

Parlatore Ph. Ephedra Tourn. // De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1868. Pars 16 (2). P. 352—359.

Riedl H. Ephedraceae // Rechinger K. H. Flora Iranica. Graz, 1963. [Lfg. 3]. 8 p.

Stafleu F. A., Cowan R. S. Taxonomic literature. 2 ed. Vol. 1 : A—G. Utrecht, 1976. 1136 p. (Regn. Veg. Vol. 94).

SUMMARY

Tge Caucasian species of *Ephedra* (section *Monospermae*) with the citations of their synonyms, types and geographical distribution are presented. The lectotype and isolectotype (LE) for *E. procera* Fisch. et C. A. Mey. and isolectotypes (2; LE) for *E. equisetina* Bunge are designated here. Idfentification key for all Caucasian *Ephedra* species (sections *Ephedra* and *Monospermae*) is provided.

УДК 561

Бот журн., 2003 г, т 88, № 6

© A. B. Doweld

RE-CLASSIFICATION OF THE CARBONIFEROUS GENUS *EUSPHENOPTERIS* (*LYGINOPTERIDACEAE/LAGENOSTOMATACEAE — LYGINOPTERIDOPHYTA*)

А. Б. ДОУЭЛЬД. РЕ-КЛАССИФИКАЦИЯ КАМЕННОУГОЛЬНОГО РОДА *EUSPHENOPTERIS* (*LYGINOPTERIDACEAE/LAGENOSTOMATACEAE — LYGINOPTERIDOPHYTA*)

National Institute of Carpology (Gaertnerian Institution)
Moscow
E-mail: nicar@aha.ru

Received 07.08.2000

The polyphyletic genus *Eusphenopteris* W. Gothan ex Simson-Scharold (1934) (*Lyginopteridaceae/Lagenostomataceae*), is re-classified into two distinct genera. The illegitimate generic name *Eusphenopteris*, established for the distinctive Palaeozoic pteridospermous foliage (later homonym of *Eusphenopteris* R. Kidston, 1882), is substituted by a new name, *Lagenospermopteris* nom nov. The genus *Lagenospermopteris* is associated with *Lagenospermum* seeds with uniovulate cupules, and treated as a member of the *Lyginopteridaceae* (*Lagenostomataceae*) family. A newly established genus of the pteridospermous foliage, *Nudospermopteris* gen. nov., is based on the former eusphenopterid species (with transversely and longitudinally wrinkled axes) associated with *Nudospermum*-type of seeds with 6-lobed free integument (representing dense insynangescences of *Calathiops*-type). *Nudospermopteris* is referred to the *Calathiopsidaceae* family of a quite distinct Palaeozoic phylum of early spermatophyts with insynangescences, *Moresnetiophyta*. Necessary nomenclatural combinations and amendments are proposed.

Key words: nomenclature, fossil plants, pteridosperms, frond.

During the preparation of the generic synopsis of fossil plants for the Fossil Plants of Russia project, several later generic homonyms have been found. According to the International Code of Botanical Nomenclature (ICBN) (Greuter et al., 2000), these names are treated as illegitimate and should be either conserved or rejected and substituted by a legitimate generic name. A proposal to conserve the genus *Eusphenopteris* W. Gothan ex Simson-Scharold (1934) over its earlier homonym *Eusphenopteris* Kidston (1882) (Boersma, Gastaldo, 1983) has been rejected (Traverse, 1988). But no new generic name has been suggested fot that group of fossil plants.

Stopa (1957) in the original re-classification of sphenopterids proposed an informal group *Cyclosphenopteris* (not a genus!) for the species previously assigned to *Eusphenopteris* W. Gothan ex Simson-Scharold. Boureau and Doubinger (1975) ascribed a generic status for the group *Cyclosphenopteris* Stopa but they did not validate the generic name because (1) no generic diagnosis or description has been provided, (2) no direct reference (with page number) has been made to the place of publication of informal name *Cyclosphenopteris* Stopa. Therefore, the generic name *Cyclosphenopteris* Boureau et Doubinger (1975) is a nomen invalidum. Since that times no attempts have been made to validate the name as required by ICBN.

The current circumscription of the genus *Eusphenopteris* W. Gothan ex Simson-Scharold after van Amerom (1975) is artificial. Although van Amerom excluded pteridophyte species assigned formerly into *Eusphenopteris* sect. *Laurentia* Novik (Novik, 1947, 1948, 1952), which are now recognized as fossil pteridophytes (*Renaultia*), the genus *Eusphenopteris* remains unnatural. At least 5 sections might be recognized within the genus (van Amerom did not validate them with appropriate descriptions) on the base of the combined data on its stratigraphical distribution and general morphology of the fronds. Moreover, two different kinds of seed fructifications (*Lagenospermum*, *Nudospermum*) have been associated with the different sections of *Eusphenopteris* (Carpentier, 1911, 1925, 1929, 1946), which proves the polyphyletic nature of the morphogenus.

Noticing the association and partial structural unity of the *Calymmotheca acutum* Carpentier (*Nudospermum kidstonii* (R. Kidston) Stockmans et Willière) with the species *E. striata* (Gothan) Novik (cf. Carpentier, 1925, 1929, 1946), the group of species composing *Eusphenopteris* sect. *Striata* is excluded into a different morphogenus *Nudospermopteris* gen. nov. Additional species from polyphyletic *Eusphenopteris*, which are also characterized by transverse striateness of frond axes (*E. nummularia*, *E. rotundioba*, *E. pulcherrima*, and provisionally *E. hollandica* with mostly glabrous axes), were also transferred into a newly created morphogenus *Nudospermopteris*. Nevertheless, they are treated as a distinct subgenus (*Nudospermopteris* subgen. *Pseudonudospermopteris*), differing in addition by ventrally sulcate axes (more typical for *Lagenospermopteris*). The circumscription of the genus *Nudospermopteris* coincides with that of invalidly proposed genus *Cyclosphenopteris* sensu Stopa (1957) and Boureau and Dobinger (1975), having a similar type-species, *Sphenopteris striata* W. Gothan.

The species group of *Eusphenopteris* with no transverse striatenesses and ventrally sulcate axes of fronds with a type species *Eusphenopteris obtusiloba* (Brongn.) Novik received a new name, *Lagenospermopteris*, instead of later homonymic name *Eusphenopteris*. The association· of the seeds with cupulae *Lagenospermum sinclairi* (E. A. N. Arber) Nathorst with *Eusphenopteris obtusiloba* (Brongn.) Novik (Arber, 1905) and *Eusphenopteris neuropteroides* (Boulay) Novik (Carpentier, 1911) points to a drastically different generic and even familial affinities of the genus, which is placed into the family *Lyginopteridaceae* (*Lagenostomataceae*). In contrary, *Nudospermopteris* with nude 6-lobate seeds is referred to the family *Calathiopsidaceae* Doweld (*Pullarithecales — Moresnetiophyta*).

TAXONOMIC TREATMENT

Phylum *Lyginopteridophyta* Doweld 2001

Class *Lyginopteridopsida* F. Novák 1961

Order *Lyginopteridales* V. Havlena 1961

(*Lagenostomatales* A. G. Long, 1975)

Family *Lyginopteridaceae* Bessey 1907

(*Lagenostomataceae* A. G. Long 1975, *nom. alt.*)

Lagenospermopteris Doweld nom. nov. ≡ *Eusphenopteris* Gothan ex Simson-Scharold, 1934, Palaeontographica, Abt. B, 79, 1 : 37 non R. Kidston, 1882, Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 5, 10 : 7, 9. — § *Cyclosphenopteris* Stopa, 1957, Prace Inst. Geol. 13 : 58 (pro grex), *excl. typo.* — § *Cyclosphenopteris* Stopa ex É. Boureau et Doubinger, 1975, in É. Boureau, Traité Paléobot. 4, 2 : 471, *nom. invalied.*, *excl. typo.*

Type (lectotype designation by Novik, 1952 : 306 for *Eusphenopteris*): *Sphenopteris obtusiloba* Brongh. ≡ *Eusphenopteris obtusiloba* (Brongn.) Novik ≡ *Lagenospermopteris obtusiloba* (Brongn.) Doweld.

Type horizon and locality: Euramerican Province, Carboniferous (Namur C to Westphal B), *locus classicus* unknown.

Etymology: from the morphogeneric name *Lagenospermum* Nathorst for associated fossil seeds of the *Lagenospermopteris* foliage.

Fronds bipartite, symmetrical, sometimes greatly enlarged. Petioles bear no or (rare) small pinnae. At the base pinnae of the lower order have sometimes on their catadromous side enlarged pinnae of the higher order. Axes mostly ventrally sulcate, longitudinally wrinkled. Pinnules with no transverse striatedness, rounded or ovoid-rounded, often lobed, with entire margins (never dentate); primary nerve usually immersed, clearly differentiated. Aphlebia wanting.

Differs from all frond morphotaxa of *Lyginopteridaceae* by having naked petiole, bipartite frond with no aphlebia, sphenopteroid pinnules with no reduced foliage and mostly fan-shaped nervature; differs from *Lyginopteris* by petioles without pinnae, unreduced pinnules, but shares with it by bipartite fronds, mostly flabellate nervature and absence of aphlebia; differs from *Sphenopteris* by bipartite fronds (not tripartite), non lanceolate pinnae and pinnules, only sphenopteroid pinnules (never pecopteroid).

Associated with the male reproductive organs of *Telangiopsis*-type and female ones of *Calymmatotheca*-type (seeds of *Lagenospermum*-type only) [cf. Arber, 1905, Carpentier, 1911 [*Lagenospermum sinclairii* (R. Kidston ex E. A. N. Arber) Nathorst].

Geographical and stratigraphical distribution: Euramerican Province (USA, Europe); Carboniferous (from Namurian C [*L. aldrichii*, *L. obtusiloba*] to Stephanian [*L. leonardii*]).

9 species.

Ser. 1. **Lagenospermopteris** — Pinnules convex, obtuse, rounded or trilobate.

Type: as in genus.

Lagenospermopteris obtusiloba (Brongn.) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris obtusiloba* Brongn. 1828; Hist. végét. foss. : 204, tab. 53, fig. 2.

Lagenospermopteris fastosa (Zalessky) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris fastosa* Zalessky, 1934, Изв. АН СССР, сер. 7, Отд. матем. наук, 7 : 1106, fig. 2.

Lagenospermopteris trifoliata (Artis) Doweld comb. nov. ≡ *Filicites trifoliata* Artis, 1825, Antediluv. Phytol. : 11, tab. 11.

Lagenospermopteris trigonophylla (Behrend) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris trigonophylla* Behrend, 1908, Jahrb. Königl. Preuss. Geol. Landesanst. 39 : 666, tab. 1, fig. 6.

Lagenospermopteris vetula (van Amerom) Doweld comb. nov. ≡ *Eusphenopteris vetula* van Amerom, 1975, Meded. Rijks Geol. Dienst. Ser. C, 7 : 42, 132, tab. 15, fig. 10. Holotype: Zeche Hendrik, Hangendes Fl. I, GB 50 (Geol. Bureau Heerlen).

Ser. 2. **Neuropteroidei Doweld ser. nov.** — Pinnules flat, rounded or tetralobate, with a wide base.

Type: *L. neuropteroides* (Boulay) Doweld.

Lagenospermopteris aldrichii (D. White) Doweld comb. nov. ≡ *Diplothmema aldrichii* («*aldrichi*») D. White, 1943, U. S. Geol. Surv. Profess. Pap. 197-C : 97, tab. 31, figs. 3, 7. Holotype: USA, Alabama, Birmingham quadrangle, Jefferson, Black Creek seam, Lacoe Collection (Smiths. Inst. 15031).

Lagenospermopteris neuropteroides (Boulay) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris neuropteroides* Boulay, 1876, Terrain Houill. Nord Fr. : 32, tab. 2, figs. 6, 6bis.

Lagenospermopteris schumannii (Štúr) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris schumannii* Štúr, 1885, Abh. K. K. Geol. Reichsanst. 11, 1 : 352, tab. 65, fig. 2.

Lagenospermopteris leonardii (P. Corsin) Doweld comb. et stat. nov. ≡ *Sphenopteris neuropteroides* Boulay f. *leonardii* P. Corsin, 1932, Guide Paléontol. : 34, pl. 32, fig. 1. — *Sphenopteris neuropteroides* Boulay f. *leonardii* P. Bertrand, 1914, Ann. Soc. Géol. Nord Fr. 43 : 172, *nom. invalid.* (*sine illustr.*).

Phylum *Moresnetiophyta* Doweld 2001

(*Archaeospermatophyta* Snigirevskaja 2000)

Class *Moresnetiopsida* Doweld 2001

Order *Pullarithecales* Doweld 2001

Nudospermopteris Doweld gen. nov. — § *Cyclosphenopteris* Stopa, 1957, Prace Inst. Geol. 13 : 58 (pro grex). — *Cyclosphenopteris* Stopa ex É. Boureau et Doubinger, 1975, in É. Boureau, Traité Paléobot. 4, 2 : 471, *nom. invalid.*, *quoad typ.*

Type: *Sphenopteris striata* Gothan ≡ *Eusphenopteris striata* (Gothan) Novik ≡ *Nudospermopteris striata* (Gothan) Doweld.

Type horizon and locality: Euramerican Province, Carboniferous (Westphalian A to Westphal D), Poland.

Etymology: from the morphogeneric name *Nudospermum* Stockmans et Willière for associated fossil seeds of the *Nudospermopteris* foliage (cf. Arber, 1905, Carpentier, 1911 [*Nudospermum kidstonii* (E. A. N. Arber) Stockmans et Willière].

Fronds bipartite, usually asymmetrical. Petioles bear no small pinnae. At the base pinnae of the lower order have sometimes on their catadromous side enlarged pinnae of the higher order. Axes rarely glabrous, mostly transversely or (combined) longitudinally wrinkled. Pinnules usually with striatedness, rounded or ovoid-rounded, mostly petiolate, often lobed, with entire margins; primary nerve not immersed. No aphlebia.

Associated with the male reproductive organs of *Telangiopsis*-type and female ones of *Calymmatotheca*-type (seeds of *Nudospermum*-type only) [cf. Carpentier, 1925, 1929, 1946 [*Nudospermum kidstonii* (E. A. N. Arber) Stockmans et Willière]].

Geographical and stratigraphical distribution: Euramerican Province (USA, Europe); Carboniferous (from Dinantian [*N. foliolata*] to Stephanian [*N. rotundiloba*]).

13 species.

Subgen. 1. **Nudospermopteris** — Pinnules variously rounded, never ventrally sulcate.

Type: as in genus.

Nudospermopteris foliolata (Štúr) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris foliolata* Štúr, 1875, Abh. K. K. Geol. Reichsanst. 8 : 22—23, tab. 5, figs . 3—6.

Nudospermopteris michaeliana (Gothan) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris michaeliana* Gothan, 1913, Abh. K. Preuss. Geol. Landesanst. N. F. 75 : 30, tab. 5, figs . 1—1A, tab. 6, fig. 2, tab. 9, fig. 1.

Nudospermopteris sauveurii (Crépin) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris sauveurii* Crépin, 1880, Bull. Soc. Roy. Bot. Bélg. Compt. Rend. Séanc. 19, 2 : 54; ills: Andrae, 1866 : tab. 10 (as «*Sphenopteris obtusiloba* Brongn.»).

Nudospermopteris sauveurii (Crépin) Doweld f. grandipungens (van Amerom) Doweld comb. nov. ≡ *Eusphenopteris sauveurii* (Crépin) Simson-Scharold f. *grandipungens* van Amerom, 1975, Meded. Rijks Geol. Dienst. Ser. C, 7 : 90, 198, tab. 48, figs 1, 4. Holotype: Zeche Oranje Nassau I. N. O. Querschlag, GB 17 (Geol. Bureau Heerlen).

Nudospermopteris straelenii (Stockmans et Willière) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris straelenii* Stockmans et Willière, 1953, Assoc. Étud. Paléontol. Stratigr. Houill. Bruxelles Publ. 13 : 270, tab. 34, figs 6—6a («straeleni»).

Nudospermopteris grandis (G. Keller) Doweld comb. et stat. nov. ≡ *Sphenopteris schillingsii* Andrae f. *grandis* G. Keller, 1931, Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst. 52 : 438, tab. 18, fig. 2.

Nudospermopteris scribanii (van Amerom) Doweld comb. nov. ≡ *Eusphenopteris scribanii* van Amerom, 1975, Meded. Rijks Geol. Dienst. Ser. C, 7 : 50, tab. 22, figs 1, 3, 4, 6. Holotype: Longton, Staffordshire; Hangendes Great Row Coal, R. Kidston 557 (Geol. Surv. London) [Kidston, 1923 : tab. 3, figs 2, 2a].

Nudospermopteris laxifolia (van Amerom) Doweld comb. nov. ≡ *Eusphenopteris laxifolia* van. Amerom, 1975, Meded. Rijks Geol. Dienst. Ser. C, 7 : 53, tab. 40, fig. 4. Holotype: Zeche Emma, Hangendes F. K. N. Querschlag Ost, GB 53a/53 (Geol. Bureau Heerlen).

Nudospermopteris striata (Gothan) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris striata* Gothan, 1913, Abh. Königl. Geol. Landesanst. 75 : 24, tab. 5, figs 3, 3a.

Subgen. 2. **Pseudonudospermopteris Doweld subgen. nov.** — Pinnules ventrally sulcate.

Type: *N. nummularia* (Gutbier) Doweld.

Nudospermopteris hollandica (Gothan et Jongmans) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris hollandica* Gothan et Jongmans, 1928, Jaarb. Mijnbouwk. Vereen. Delft. [1926—1928] : 536, 586, tab. 3, fig. 1.

Nudospermopteris nummularia (Gutbier) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris nummularia* Gutbier, 1835, Abdr. Zwickauer Schwarzkohl. : 43, tab. 4, fig. 5.

Nudospermopteris nummularia (Gutbier) Doweld f. elongata (Gothan) Doweld comb. nov. ≡ *Sphenopteris nummularia* Gutbier f. *elongata* Gothan, 1913, Abh. Königl. Geol. Landesanst. 75 : 28, tab. 4, fig. 3.

Nudospermopteris pulcherrima (Crépin ex Štúr) Doweld comb. nov. ≡ *Diplothmema pulcherrimum* Crépin ex Štúr, 1885, Abh. K. K. Geol. Reichsanst. 11, 1 : 314, tab. 29, figs 5—6. — *Sphenopteris pulchrior* Gothan et Jongmans, 1915, Arch. Lagerstättenf. 18 : 182.

Nudospermopteris rotundiloba (F. Němejc) Doweld comb. nov. ≡ *Eusphenopteris rotundiloba* F. Němejc, 1937, Véstník Král. České Spol. Nauk, Tř. Mat.-Přír. 19 : 10, fig. 4.

Acknowledgements

The author is grateful to Dr. Tatiana V. Egorova (The V. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg) and Dr. Gea Zijlstra (University of Utrecht, The Netherlands) for invaluable nomenclatural consultations. The publication is a contribution to the Fossil Plants of Russia Project (NOM—99—321).

LITERATURE CITED

Amerom H. W. J. van. Die Eusphenopteridischen Pteridophyllen aus der Sammlung des Geologischen Bureaus in Heerlen, unter besonderer Berücksichtigung ihrer Stratigraphie bezüglich des Südlimburgischen Kohlenreviers // Meded. Rijks Geol. Dienst. Ser. C-III-1. 1975. H. 7. S. 1—208.

Andrae C. J. Vorweltliche Pflanzen aus dem Steinkohlengebirge der preussischen Rheinlande und Westphalens. Bonn, 1866. H. 2. S. 19—34.

Arber E. A. N. On some new species of *Lagenostoma*, a type of pteridospemous seed from the Coal Measures // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. 1905. Vol. 76. P. 245—258.

Artis E. T. Antediluvian phytology illustrated by a collection of the fossil remains of plants, peculiar to the coal formations of Great Britain. London, 1825. 24 p.

Behrend F. Über eininhe Carbonfarne aus der Familie der Sphenopterideen // Jahrb Königl. Preuss. Geol. Landesanst. 1908. Bd 39. S 645—693.

Boersma M., Gastaldo R. A. Proposal to conserve *Eusphenopteris* (Foss.) // Taxon. 1983. Vol. 32. N 2. P. 307—310.

Boulay N. Le Terrain houiller du Nord de la France et ses végétaux fossiles. Lille, 1876. 74 p.

Boureau E., Doubinger J. Genre *Cyclosphenopteris* Stopa, 1957 // E. Boureau (ed.). Traité de Paléobotanique. Paris, 1975. T. 4. Pt. 2. P. 471—482.

Brongniart A. T. Histoire des végétaux fossiles, ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. Paris et Amsterdam, 1828. 488 p.

Carpentier A. Sur quelques fructifications et inflorescences du Westphalien du Nord de la France // Rev. Gén Bot 1911 T. 23. P 441—458

Carpentier A. Note sur quelques impreintes de graines et microsporanges de Ptéridospermées provenant du Westphalien du Nord de la France // Rev. Gén Bot. 1925. T. 37. P. 145—156.

Carpentier A Empreintes de fructifications trouvés en 1929 dans le Westphalien du Nord de la France // Rev. Gén. Bot. 1929. T. 41. P. 469—473.

Carpentier A. Remarques sur le genre *Calathiops* Goeppert, emend Gothan et Benson // Rev. Gén. Bot. 1946 T. 53. P. 429—434.

Crépin F. Notes paléophytologiques. Note 2 // Bull. Soc. Roy. Bot. Bélg. Compt. Rend. Séanc. 1880. T. 19. Pt. 2. P. 49—55.

Doweld A. B. Tentamen systematis plantarum vascularium (Tracheophytorum) (Prosyllabus Tracheophytorum). M., 2001. P. 90—110.

Gothan W. Die oberschlesische Steinkohlenflora I Teil. Farne und farnähnliche Gewächse // Abh. Königl. Geol Landesanst. N F. 1913 Bd 75 P 1—278.

Greuter W., McNeill J., Barrie F R et al. International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code) adopted by the Sixteenth International Botanical Congress St. Louis, Missouri, July—August 1999. Königstein. 2000 474 p. (Regnum Veg 138).

Gutbier A. von Abdrücke und Versteinerungen des Zwickauer Schwarzkohlengebirges und seiner Umgebungen. Zwickau, 1835. 80 S.

Jongmans W. J Stratigraphie van het Karboon in het algemeen en van Limburg in het bijzonder. Algemeen overzicht over het Zuid-Limburgsche Karboon // Jaarb. Mijnbouwk. Vereen Delft 1928. Jaarg. [1926—1928. P. 525—590.

Keller G. Uber die Pflanzenhorizonte Sarnsbank I und Finefrau im Essener Gebiet // Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst. 1931. Bd 52. S. 425—440.

Kidston R. On the fructification of *Eusphenopteris tenella* Voigt and *Sphenopteris microcarpa* // Ann. Mag. Nat. Hist 1882 Ser 5. Vol 10. P. 7—11.

Kidston R. Fossil plants of the Carboniferous rocks of Great Britain // Mem Geol. Surv Gr Brit. Palaeontol. 1923. Vol. 2 Pt. 1 P 1—110.

Němejc F. The sphenopterides stated in the Permo-Carboniferous of Centual Bohemia (a preliminary report, 2) // Věstník Král České Spol Nauk, Tř. Mat.-Piír. 1937. N [19] P. 1—14

Novik E O Classification of Carboniferous pteridosperms // Doklady Akad Nauk SSSR. 1947 T 48 N 2 P 277—279 [In Russian].

Novik E. O Classification of Carboniferous pteridosperms // Geol. Zhurn 1948. T. 9. N 4. P 28—36 [In Russian].

Novik E O Carboniferous Flora of the European Part of the USSR // Palaeontology of the USSR [Paleontologija SSSR] 1952 New Ser. T 1. P. 1—468 [In Russian].

Simson-Scharold E. Zur Kenntnis der Carbonflora des Saargebietes // Palaeontographica Abt B. 1934. Bd 79 S 1—66.

Stockmans F., Willière Y Végétaux du Westphalien à de la Bélgique // Centre Natl. Géol. Houill. Publ 1961. N 14. P 1—118

Stopa S Z. Rośliny paprociolistne (*Pteridophylla*) górnego Namuru i najniższego Westfalu na górnym śląsku // Prace Inst. Geol. (Warszawa). 1957. T. 13. P. 1—208.

Štúr D. R. J. Die Culm-Flora // Abh. K.K. Geol. Reichsanst 1875. Bd 8. S 1—366.

Štúr D. R. J. Die Carbon-Flora der Schatzlarer Schichten // Abh K. K. Geol. Reichsanst. 1885. Bd 11. H. 1. S. 1—418.

Traverse A Report of the Committee for Fossil Plants // Taxon 1988 Vol. 37 P 436—438.

White D Lower Pennsylvanian species of *Mariopteris*, *Eremopteris*, *Diplothmema* and *Aneimites* from the Appalachian Region; a posthumous work assembled and edited by Ch B Read // U S Geol. Surv. Profess. Pap. 1943. Vol. 197-C. P. 1—103

Zalessky M. D. Sur quelques végétaux fossiles nouveaux du terrain houiller du Donetz // Izvestija Akad Nauk SSSR. 1934 Ser 7, Otd. Matem. Nauk. N 7. P. 1105—1117.

РЕЗЮМЕ

Гетерогенный морфород палеозойской листвы ранних семенных растений *Eusphenopteris* W. Gothan ex Simson-Scharold, 1934 (*Lyginopteridaceae/Lagenostomataceae*) разделен на два морфорода на основании морфологии вай и ассоциации разного типа фруктификаций Незаконное родовое название *Eusphenopteris*, являющееся поздним омонимом родового названия *Eusphenopteris* R. Kidston, 1882, заменено новым — *Lagenospermopteris* Doweld nom nov , образованным от *Lagenospermum* Nathorst, 1914 — родового названия дисперсных семян, заключенных в односемянную купулу, которые найдены в ассоциации и частичной органической связи с типовым видом рода *L. obtusiloba* (Brong) Doweld и видом *L. neuropteroides* (Boulay) Doweld Иной тип фруктификации — семена с 6-лопастным интегументом, собранные в рыхлые синангетии Calathiops-типа (*Nudospermum* Stockmans et Willière, 1961), ассоциируется с другой группой видов полифилетичного рода *Eusphenopteris* (тип: *E. striata* (Gothan) Novik), которая характеризуется специфичной комбинацией продольной и поперечной бороздчатости осей вай На основании ассоциируемых фруктификаций и морфологии вай род *Nudospermopteris* отнесен к семейству *Calathiopsidaceae* Doweld отдела более примитивных семенных растений *Moresnetiophyta*. Обнародованы необходимые номенклатурные комбинации.

УДК 582 736

Бот. журн , 2003 г., т 88 № 1

© **Д. Д. Соколов**

ОБ ОБЪЕМЕ РОДОВ *CORONILLA* И *HIPPOCREPIS* (*LEGUMINOSAE*)

D D. SOKOLOFF. ON THE GENERIC LIMITS OF *CORONILLA* AND *HIPPOCREPIS* (*LEGUMINOSAE*)

Московский государственный университет, биологический факультет
119992 Москва, Воробьевы горы, 1, корп 12
Факс (095)939-18-27
E-mail: sokoloff@dds.srcc.msu.su

Поступила 21 10 2002

На основании результатов изучения комплекса признаков аргументирована необходимость широкой трактовки родов *Coronilla* и *Hippocrepis* В составе *Coronilla* приняты подроды *Securigera*, *Ballia* и *Coronilla*, а в составе *Hippocrepis* — подроды *Emerus* и *Hippocrepis* Сделаны комбинации в ранге подродов *Securigera*, *Ballia*, *Emerus*

Ключевые слова: *Leguminosae*, *Loteae*, *Coronilla*, *Hippocrepis*, *Securigera*, систематика.

Объем родов *Coronilla* L. и *Hippocrepis* L. — один из дискуссионных вопросов систематики трибы *Loteae* сем. *Leguminosae*. Полученные нами новые данные и критический анализ уже известных фактов позволяют по-новому взглянуть на эту проблему. Наша работа основана на изучении коллекций гербариев K, LE, MHA, MW, P, S, UPS. Упомянутые ниже данные других авторов по морфологии *Loteae* (кроме данных о строении пыльцы и проростков) были перепроверены мною.

Роды *Coronilla* и *Hippocrepis* распространены в Старом Свете и представлены наибольшим числом видов в Средиземноморье. Одной из наиболее заметных морфологических особенностей этих родов являются членистые плоды. Этот признак долгое время служил основанием для выделения *Coronilla*, *Hippocrepis* и еще 4 небольших родов в особую трибу *Coronilleae*. В настоящее время показано, что все роды *Coronilleae* следует включить в трибу *Loteae* s. l. (Lassen, 1989; Polhill, 1994; Соколов, 1998; Allan, Porter, 2000; Allan et al., 2003). Ранее считали, что в трибу *Loteae* следует включать только виды с нечленистыми плодами (например, Taubert, 1894; Hutchinson, 1964).

Роды *Coronilla* и *Hippocrepis* обычно рассматривали как вполне естественные таксоны. В течение большей части XX в. разногласия возникали только относительно положения в системе *C. securidaca* L. Плоды этого вида в отличие от плодов всех остальных видов *Coronilla* не разламываются на членики. Одни авторы выделяли *C. securidace* в особый род *Securigera* DC. (Uhrová, 1935; Штейнберг, 1945; Hutchinson, 1964; Ball, 1968; Зоз, 1970; Миняев, 1987), а другие, следуя C. Linnaeus (1753), рассматривали этот вид в составе *Coronilla* (Meikle, 1977; Schmidt, 1978, 1979; Polhill, 1981). P. Lassen (1989) принял самостоятельность рода *Securigera*, но включил в него не только *S. securidaca* (L.) Degen et Dörfl., но и еще 10 видов, которые ранее относили к *Coronilla*. Кроме того, он перенес *Coronilla emerus* s. l. в род *Hippocrepis*. Род *Coronilla*, по данным P. Lassen (1989), включает 9 видов, а род *Hippocrepis* — 30. Точка зрения Lassen принята во многих современных сводках (Greuter et al., 1989; Lock, 1989; Черепанов, 1995; Yakovlev et al., 1996; Росков и др., 1998). Испанские авторы (Talavera, Salgueiro, 1999; García Martín, Talavera, 2000; Talavera, Domínguez, 2000) принимают объем родов *Coronilla* и *Secirugera* согласно точке зрения Lassen (1989), *Coronilla emerus* s. l. выделяют в монотипный род *Emerus* Mill., а род *Hippocrepis* принимают в традиционном объеме.

Следует согласиться с B. Schmidt (1978, 1979), которая убедительно показала, что род *Securigera* не может быть принят как монотипный. *S. securidaca* очень близка к другим однолетним видам *Securigera* sensu Lassen, в том числе по таким существенным признакам, как наличие своеобразных эмергенцев на вегетативных органах, строение прилистников, андроцея, стилодия и рыльца, характер ориентации микро-

ТАБЛИЦА 1

Сравнительные признаки *Securigera* s. l. и *Coronilla* s. str.
(по Lassen, 1989, с дополнениями и уточнениями)

Признаки	*Securigera* sensu Lassen	*Coronilla* sensu Lassen	
		sect *Ballia*	sect *Coronilla*
Жизненная форма	Травы	Полукустарники →	Травы, полукустарники, кустарники
Опушение вегетативных органов	Часто развиты эмергенцы, иногда — волоски	Нет эмергенцев и волосков →	Нет эмергенцев и волосков
Стебель	Ребристый или бороздчатый	Гладкий →	Гладкий
Срастание прилистников нижних листьев между собой напротив черешка	Не срастаются	* Не срастаются ←	Срастаются
Основание прилистников	* Часто немного заходит на черешок	* Расположено на черешке ←	Не заходит на черешок
Верхушки (или зубцы) прилистников и прицветников	Темные	* Темные ←	Светлые
Листья	* С длинными или короткими черешками, реже сидячие	* С короткими черешками →	Сидячие или с коротким черешком
* Листочки нижней пары	Симметричные	Серповидные	Симметричные
Прицветники	* Свободные, реже сросшиеся друг с другом	Сросшиеся друг с другом, реже свободные →	* Сросшиеся друг с другом, реже свободные, иногда маленькие или отсутствуют
* Крыловидный киль вдоль верхней стороны трубки чашечки	Не развит	Развит	Не развит
Венчик	Желтый, белый, розовый, красный и т д.	Светло-желтый или розовый ←	Всегда желтый
Стилодий в средней части	Без папилл	С папиллами →	С папиллами
Рыльце	Косое	* Косое ←	Головчатое
* Положение цветоножек при плодах	Обычно направлены вверх или в сторону	Направлены вверх или в сторону ←	Обычно отогнуты вниз (к основанию цветоноса)
* Семя в последнем членике плода	Обычно развито	Развито ←	Обычно не развито
* Полярный размер пыльцевых зерен (среднее из 30 измерений для каждого вида)	22—26 мкм (изучено 8 видов)	26 мкм ←	17—22 мкм (изучено 7 видов)
* Географическое распространение	В основном восточное Средиземноморье	Марокко →	В основном Западное Средиземноморье

Примечание Знаком «*» отмечены дополнения и уточнения Стрелками показано, к каким из таксонов близка по данному признаку секц. *Ballia* Размер пыльцевых зерен приведен по данным M J Díez, I K Ferguson (1996)

ТАБЛИЦА 2

Сравнительные признаки *Emerus* и *Hippocrepis* s str.
(по García Martín, Talavera, 2000 и Talavera, Domínguez, 2000,
с дополнениями и уточнениями)

Признаки	*Hippocrepis* s. str.	*Emerus*
Жизненная форма	Травы, полукустарники	Кустарники
Возобновление	Симподиальное	Моноподиальное или симподиальное
Подушечка при основании черешка листа	Отсутствует	Развита
* Основание прилистников нижних листьев	Заходящее на основание черешка	Заходящее на абаксиальную сторону листа
Число пар листочков сложного листа	(2)3—10	2—4
Зубцы чашечки	Превышают трубку, равные ей по длине или короче трубки, но не более, чем в 2—5 раз	Короче трубки более чем в 2—5 раз
Длина венчика	3—16 мм	14—21 мм
Ноготки лепестков	Равные чашечки или превышают ее по длине	Гораздо длиннее чашечки
Стилодий в верхней части (за исключением области непосредственно под рыльцем)	С папиллами	Без папилл
Распадение плодов на членики	Легкое	Нерегулярное
Форма члеников	Подковообразные или сильно выемчатые	Линейные
Опушение плодов	Развито или отсутствует	Всегда отсутствует
* Семядоли в семени	В сечении почти округлые	Плоские

Примечание Знаком «*» отмечены авторские дополнения и уточнения Признак «число цветков на цветоносе» исключен, так как он более изменчив, чем полагают испанские авторы

пиле семяпочек в завязи (Schmidt, 1978; Lassen, 1989; Соколов, 1998). Единственным существенным отличием этого вида являются нечленистые плоды. Однако важно, что *S. securidaca* имеет такое же строение пергаментного слоя перикарпия, как и другие виды *Coronilla* и *Securigera* в понимании Lassen (Соколов, 1997, 1998).

Предложенное Lassen (1989) разграничение родов *Securigera* и *Coronilla*, несомненно, гораздо естественнее, чем традиционное. Однако и у него есть свои недостатки. Обособленное положение в роде *Coronilla* s. str. занимает вид *C. viminalis* Salisb., который традиционно выделяют в монотипную секцию *Ballia* Hrabětová (Uhrová, 1935; Зоз, 1970; Schmidt, 1979; Lassen, 1989). *C. viminalis* по многим признакам близка к видам *Securigera* sensu Lassen (табл. 1). Часть таких признаков (например, строение последнего членика плода), верно описанных ранее B. Schmidt (1979), не упомянуты в работе Lassen (1989). Как отмечает Lassen (1989), у *Coronilla* прилистники всегда срастаются друг с другом на противоположной черешку стороне узла, а у *Securigera* — всегда свободные. Однако наши данные подтверждают описания B. Schmidt, согласно которому *C. viminalis* также всегда имеет свободные прилистники. По мнению Lassen, род *Securigera* отличается от *Coronilla* косым (а не головчатым) рыльцем. Наши данные подтверждают данные Schmidt (1979) о том, что *C. viminalis* имеет косое рыльце. Одним из наиболее важных отличий *Securigera* от *Coronilla* Lassen (1989) считает прилистники и прицветники с темными верхушками. Однако, по нашим данным, и у *C. viminalis* прилистники и прицветники имеют темные верхушки.

ТАБЛИЦА 3

Сравнительные признаки родов *Coronilla* s. l. и *Hippocrepis* s. l.

Признаки	*Coronilla* s. l (incl. *Securigera*)	*Hippocrepis* s l (incl. *Emerus*)
Побеги в пазухах семядолей (Lassen, 1989)	Часто развиты	Отсутствуют
Железки при основании прилистников и прицветников	Всегда отсутствуют	Часто развиты
Верхушки прилистников и прицветников	Темные (железистые) или светлые	Светлые, нежелезистые
Ноготок флага	Без выростов	С выростами на внутренней стороне
Нить свободной (вексиллярной) тычинки	По всей длине прилегает к краям тычиночной трубки	При основании изогнута и не прилегает к тычиночной трубке
Семяпочки	В завязи чередуются семяпочки с микропиле, обращенными к ее дистальному и проксимальному концам	Все имеют микропиле, обращенное к дистальному концу завязи
Длинные папиллы на стилодии непосредственно под рыльцем	Отсутствуют	Развиты
Поверхность плодов	Без заметной сети анастомозирующих жилок	С сетью анастомозирующих жилок
Волокна пергаментного слоя перикарпия (Соколов, 1997)	Продольные в средней части створок, поперечные вблизи области средней жилки и брюшного шва	Все вытянуты вдоль морфологической оси плода
Поверхность экзины пыльцевых зерен (Díez, Ferguson, 1996)	Полосчато-морщинистая	Дырчатая или дырчато-мелкоморщинистая
Основное число хромосом (Lassen, 1989)	x = 6 (как редкое исключение x = 10)	x = 7

C. viminalis занимает промежуточное положение между видами *Securigera* sensu Lassen и прочими видами *Coronilla*. Данные по 8 признакам, включенным в табл. 1, говорят в пользу сближения *C. viminalis* с *Securigera*, а по 6 признакам — в пользу сближения с другими видами *Coronilla* s. str. Распространение в Марокко сближает *C. viminalis* с видами *Coronilla* s. str. Кроме того, по строению листьев и чашечки *C. viminalis* отличается от всех остальных видов *Coronilla* и *Securigera*. Мы считаем, что в случае признания самостоятельности рода *Securigera* sensu Lassen было бы необходимо выделить в особый род и *C. viminalis* (этому роду нельзя будет дать названия *Ballia*, поскольку оно уже занято родовым названием красной водоросли).

Обратимся теперь к различиям между родами *Hippocrepis* и *Emerus*, как их понимают испанские авторы (табл. 2). По нашему мнению, эти различия — не менее существенные, чем различия между *Coronilla* s. str. и *Securigera* sensu Lassen. Хотя число признаков в табл. 2 несколько меньше, чем в табл. 1, некоторые из них являются очень важными. Например, наличие подушечки при основании черешка листа, по нашим данным, отличает *Emerus* от всех остальных представителей трибы *Loteae*. Отсутствие подушечки считали одним из ключевых диагностических признаков трибы (например, Polhill, 1981). Уникальной в пределах *Loteae* является и форма члеников плода у *Hippocrepis*. По данным D. L. Smith (1983), округлые в сечении семядоли *Hippocrepis* похожи на семядоли близкого рода *Scorpiurus*. По анатомическому строению семядоли *Hippocrepis* и *Scorpiurus* не находят аналогов в трибе

Loteae. Отметим также, что отличия *Hippocrepis* от *Emerus* по строению стилодия близки к различиям между *Coronilla* и *Securigera*. Выделение особого рода *Emerus* в случае признания самостоятельности рода *Securigera* было бы вполне оправданным.

Таким образом, в рассматриваемой группе можно было бы принять 5 родов: *Emerus*, *Hippocrepis* s. str., *Securigera* sensu Lassen, *Coronilla* s. str. и род, соответствующий секции *Ballia*. Однако, по нашему мнению, более уместно ограничиться выделением только 2 родов: *Coronilla* s. l. (incl. *Securigera*, *Ballia*) и *Hippocrepis* s. l. (incl. *Emerus*). Между этими родами существуют весьма принципиальные различия (табл. 3). Важно, что различия в строении андроцея и флага, вероятно, связаны с разными стратегиями опыления: цветки изученных в этом отношении видов *Hippocrepis* выделяют нектар, а цветки *Coronilla* — не выделяют (Rodríguz-Riaño et al., 1999). Роды *Coronilla* s. l. и *Hippocrepis* s. l. являются целостными и ясно отграниченными друг от друга группами, причем не только по данным сравнительной морфологии, но и по данным молекулярной систематики (Allan et al., 2003).[1] Проведенный нами кладистический анализ трибы *Loteae* с широким привлечением морфологических признаков подтвердил гипотезу о монофилии этих родов. Выделив вместо 2 родов 5, мы оставили бы в тени важную информацию о родственных связях между рассматриваемыми растениями. Кроме того, предлагаемая нами широкая трактовка родов *Coronilla* и *Securugera* в наибольшей степени соответствует традиционным представлениям об объеме родов в трибе *Loteae*. Отличия предлагаемой системы от традиционной сводятся лишь к переносу *Securugera securidaca* в род *Coronilla*, а *Coronilla emerus* s. l. — в род *Hippocrepis*. Признание 5 самостоятельных родов означало бы слабо мотивированную «девальвацию» критериев рода в трибе *Loteae*. Подобные тенденции развития систематики группы в перспективе должны привести к выделению всех подродов и секций в особые роды. Мы предлагаем такую систему группы:

Hippocrepis L., 1753, Sp. Pl. : 744; id., 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 331.

Лектотип (Britton, Brown, 1913): *H. unisiliquosa* L.

Subgen. 1. Emerus (Mill.) D. D. Sokoloff comb. nov. — *Emerus* Mill., 1754, Gard. Dict. Abridg. ed. 4 : sine pag. (1 полиморфный вид).

Тип: *Coronilla emerus* L. (= *Hippocrepis emerus* (L.) Lassen).

Subgen. 2. *Hippocrepis* (33 вида).

Тип: лектотип рода.

Coronilla L., 1753, Sp. Pl. : 742; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 330.

Лектотип (Britton, Brown, 1913) : *C. valentina* L.

Subgen. 1. Securigera (DC.) D. D. Sokoloff comb. nov. — *Securigera* DC., 1805, in Lam. Fl. Fr. ed. 3, 4 : 609, nom. cons. (13 видов).

Тип: *Securigera coronilla* DC., nom. illeg. (*Coronilla securidaca* L.).

Subgen. 2. Ballia (Hrabětová) D. D. Sokoloff stat. nov. — *Coronilla* sect. *Ballia* Hrabětová, 1935, Beih. Bot. Centralbl. 53B : 152. (1 вид).

Тип: *C. viminalis* Salisb.

Subgen. 3. *Coronilla* (8 видов).

Тип: лектотип рода.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48512).

---

[1] Данные, приведенные в работе G. J. Allan и J. M. Porter (2000), которые изучали участок ITS1-2 рибосомальной ядерной ДНК, не согласуются не только с представлениями о монофилии *Coronilla* s. l (incl. *Securigera*), но и с гипотезой о монофилии *Coronilla* s. str Однако новые данные по тому же самому участку ДНК (Allan et al, 2003) свидетельствуют в пользу монофилии *Coronilla* s l Старые данные относительно *Coronilla* выглядят настолько неправдоподобными с точки зрения сравнительной морфологии, что, скорее всего, являются результатом технической ошибки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зоз И Г К систематике рода *Coronilla* L // Бот. журн 1970 Т. 55. № 7 С 982—994.

Миняев Н. А. *Securigera* DC. // Флора европейской части СССР. Л , 1987. Т. 6. С. 123—124.

Росков Ю. Р., Яковлев Г. П., Сытин А. К., Жезняковский С. А. Бобовые Северной Евразии [Электрон. ресурс]: Информационная система на компакт-диске. СПб , 1998. 1 компакт-диск. Систем. требования: IBM PC-совместим, компьютер i386 и выше; дисковод CD-ROM; 6 MB свобод. места на HDD; DOS 6.xx; расшир. операт. память не менее 1 MB; цвет. SVGA монитор.

Соколов Д Д. Сравнительно-анатомическое изучение плодов представителей рода *Anthyllis* s str (*Papilionaceae*, *Loteae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 58—74.

Соколов Д. Д Морфолого-таксономическое исследование рода *Anthyllis* и принципы ревизии трибы *Loteae* (*Papilionaceae*) Дис. . канд биол наук М., 1998 399 с

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Штейнберг Е. И. *Securigera* DC. // Флора СССР. М ; Л., 1945. Т 11. С. 281—282.

Allan G. J., Porter J. M. Tribal delimitation and phylogenetic relationships of *Loteae* and *Coronilleae* (*Faboideae*: *Fabaceae*) with special reference to *Lotus*: evidence from nuclear ribosomal ITS sequences // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 12. P. 1871—1881.

Allan G J., Zimmer E. A., Wagner W. L., Sokoloff D. D. Molecular phylogenetic analysis of tribe *Loteae* (*Fabaceae*) using internal transcribed spacer regions of nrDNA / A. Bruneau, B. Klitgaard (eds.). Advances in legume systematics Kew, 2003. Pt 10.

Ball P. W. *Securigera* DC. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 177.

Díez M J., Ferguson I. K. Studies of the pollen morphology and taxonomy of the tribes *Loteae* and *Coronilleae* (*Papilionoideae*; *Leguminosae*) 3, *Coronilla* L. and related genera and systematic conclusions // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. Vol. 94. P. 239—257

García Martín F., Talavera S., *Coronilla* L., *Securigera* DC., *Emerus* Mill. // Flora Iberica. Madrid, 2000. Vol. 7. Pt 2. P 881—897

Greuter W, Burdet H. M., Long G Med-Checklist A critical inventory of vascular plants of the circum-Mediterranean countries. Genève—Berlin, 1989. Vol. 4. 458 p.

Hutchinson J. The genera of flowering plants (*Angiospermae*). Oxford, 1964 Vol. 1. P. 459—465.

Lassen P. A new delimitation of the genera *Coronilla*, *Hippocrepis*, and *Securigera* (*Fabaceae*) // Willdenowia. 1989. Vol. 19. P. 49—62.

Linnaeus C. Species plantarum Holmiae, 1753. 1200 p.

Lock J M. Legumes of Africa. A check-list Kew, 1989 619 p.

Meikle R. D. Flora of Cyprus Kew, 1977. Vol. 1 832 p.

Polhill R. M., *Loteae* DC., *Coronilleae* (Adans.) Boiss. / R M. Polhill, P. H. Raven (eds.). Advances in Legume Systematics. Kew, 1981. Pt 1. P. 371—375.

Polhill R. M. Classification of the *Leguminosae*. Complete synopsis of legume genera / F. A Bisby, J. Buckingham, J. B. Harborne (eds.). Phytochemical dictionary of the *Leguminosae*. London, 1994. Vol. 1. P. xxxv-lvii.

Rodríguez-Riaño T., Ortega-Olivencia A., Devesa J. A Types of androecium in the *Fabaceae* of SW Europe // Ann. Bot. 1999. Vol. 83. P. 109—116.

Schmidt B. *Securigera securidaca* (L) Degen et Doerfler — eine Species der Gattung *Coronilla* L. // Feddes Repert. 1978 Bd 89. S 597—600.

Schmidt B. Beiträge zur Kenntnis der Sippenstruktur der Gattung *Coronilla* L. // Feddes Repert. 1979 Bd 90 S. 257—361

Smith D. L Cotyledon anatomy in the *Leguminosae* // Bot. J Linn. Soc. London 1983. Vol. 86. P. 325—355

Talavera S, Domínguez E. *Hippocrepis* L. // Flora Ibérica Madrid, 2000. Vol. 7. Pt 2. P. 897—935.

Talavera S., Salgueiro F. J. Sobre el tratamiento de la familia *Leguminosae* en Flora Ibérica // Lagascalia. 1999. Vol. 21. N 1. P. 155—222.

Taubert P *Leguminosae* // Engler A. u Prantl K Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. T. 3. Abt. 3. S. 70—385

Uhrová A Revision der Gattung *Coronilla* L // Beih. Bot Centralbl 1935 Bd 53B. S. 1—174.

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R Legumes of Northern Eurasia: a checklist. Kew, 1996. 724 p

SUMMARY

A comparative morphological study revealed a need of a broad treatment of the genera *Coronilla* and *Hippocrepis*. The genus *Coronilla* is subdivided into the subgenera *Securigera*, *Ballia* and *Coronilla* Within the genus *Hippocrepis*, subgenera *Emerus* and *Hippocrepis* are accepted New combinations of the subgeneric rank are made: *Securigera*, *Ballia* and *Emerus*

УДК 582.736(479.25) Бот журн., 2003 г., т. 88, № 6

© Р. В. Камелин,[1] А. К. Сытин,[2] Ж. Н. Шишлова[3]

НОВЫЙ ВИД РОДА *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) С ВОЗВЫШЕННОСТИ ЕРГЕНИ (ЮГО-ВОСТОК ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ)

R. V. KAMELIN, A. K. SYTIN, J. N. SHISHLOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) FROM ERGENI UPLAND (SOUTH-EASTERN EUROPEAN RUSSIA)

[1, 2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: sytin@herb.bin.ras.spb.ru
[3] Ботанический сад Ростовского государственного университета
Ростов-на-Дону

Поступила 17.12.2002

Описан новый вид астрагала, обнаруженный Ж. Н. Шишловой на востоке Ростовской обл., на правом берегу р. Амты (бассейн р. Сал), на западных отрогах Ергеней. Он отнесен к особой подсекции *Occidentalia* секции *Leucophysa* подрода *Cercidothrix*. Обсуждаются систематическое положение этого редкого растения и его центральноазиатские связи.

Ключевые слова: *Astragalus*, возвышенность Ергени, новый вид, новая секция.

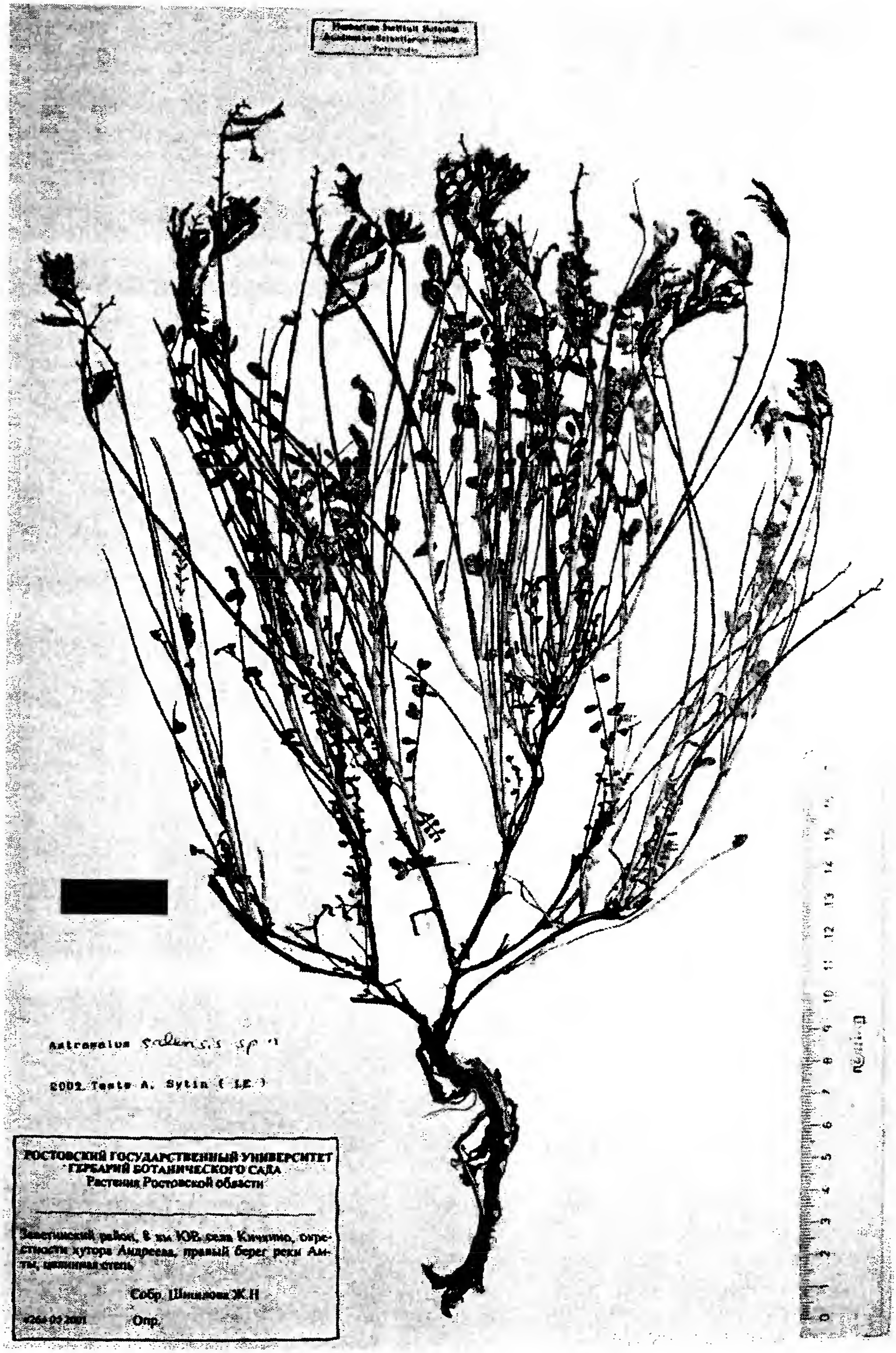
Astragalus ergenensis Kamelin et Sytin sp. nov. — Planta perennis, multicaulis caudice lignescente, caulibus numerosis, erectis, 25—27 cm altis, ramulis hornotinis albo appresse pilosis, perenni cortice cinerescente tectis; stipulis triangularibus, truncatis, 3—4 mm longis, basi connatis subliberis vel liberis; foliis 8—10 cm longis, foliolis 5—8-jugis, deciduis, ovatis vel ellipticis, apice obtusatis vel truncatis, 4—8 mm longis, 2—3 mm latis, sparse pilis albis bicuspidatis patulis vestis.

Racemi 8—12-flori, densiusculi, 1.5—2 cm (post anthesin vero ad 3 cm) longi, pedunculi virescentes, sulcati, 11—13 cm longi; bracteae membranaceae, lanceolatae, ciliatae, 2—2.5 mm longae, pilis maxime nigris pilosae. Corolla in viva ut videtur lactea, in sicco ochroleuca; calyx tubulosus, 14 mm longus, pilis nigris bicuspidatis ca. 0.8—1.2 mm longis sparse pilosus, dentibus linearibus, 3—3.5 mm longis; vexillum 18—21 mm longum, 7—8 mm latum, lamina obovata, basi cuneata, in tertia parte inferiore auriculata, emarginata; alae 17—20 mm longae, lamina anguste obovata, apice retusa, carina 15—17 mm longa, lamina triangulari-elliptica, 6 mm longa. Ovarium subsessile, semibiloculare, 9 mm longum, pilis albis tantum densis pilosum, 18—20-ovulatum. Legumen subsessile, inflatum, oblique biloculare, a lateribus compressum, ellipticum, 18 mm longum, 8 mm latum, albo hirsutum, parietibus tenuibus, rostro uniloculari, conico, 2—2.5 mm longo. Semina fusca, 1.5—1.7 mm longa. (Fide figure).

Typus: Russia, prov. Rostov, distr. Zavetnoje, 8 kilometris ad austro-orientem a pago Kiczkino, prope praediolum rusticum Andreeva, in ripa dextra fluminis Amta (in systemate fluminis Sal), steppa festucoso-stipaceo-variiherbosa, 26 V 2001, J. Schischlova (LE).

Affinitas. Ab *A. candidissimo* Ledeb. corollae colore lacteo demum ochroleuco (nec albo-roseo vel roseo-violaceo); calyce dense pilis bicuspidatis nigris (nec pilis bicuspidatis albis, paucis nigris admixtis piloso); foliolis apice obtusatis vel truncatis (nec acutis vel mucronatis); racemi pedunculis ca. 12 mm longis, semper longitudine caules superantibus (nec 3—7 (9) mm longis, brevioribus quam caules aut subaequalibus; rostro conico, 2—2.5 mm longo (nec subulato, 5—7 mm longo)); indumento appresso (nec tomentoso) differt.

Травянистый многолетник с многочисленными, прямостоячими побегами 25—27 см выс., одревесневающими в основании; годичные побеги, опушенные прижатыми белыми волосками, многолетние — покрытые серой коркой. Прилистники треугольные 3—4 мм дл., свободные или срастающиеся в основании; листья 8—10 см дл.; листочки 5—8-парные, опадающие, яйцевидные или эллиптические, на верхушке обрубленные или притупленные, 4—8 мм дл., 2—3 мм шир., слабо опушенные бе-


Astragalus ergenensis sp. n.
2002 Teste A. Sytin (LE)
РОСТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ГЕРБАРИЙ БОТАНИЧЕСКОГО САДА
Растения Ростовской области
Заветинский район, 8 км ЮВ села Кичкино, окрестности хутора Андреева, правый берег реки Амты, целинная степь
Собр. Шишлова Ж.Н
«26» 05 2001
Опр.
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

Astragalus ergenensis Kamelin et Sytin.

Общий вид растения.

лыми двуконечными оттопыренными волосками. Соцветия 8—12 цветковые, плотные, 1.5—2 см дл., по отцветании удлиняющиеся до 3 см дл., цветоносы зеленые, неглубокобороздчатые, 11—13 см дл.; прицветники пленчатые, ланцетные, реснитчатые, опушенные преимущественно черными волосками, 2—2.5 мм дл. Венчик желтовато-белый; чашечка трубчатая, 14 мм дл., густо опушенная черными двуконечными волосками около 0.8—1.2 мм дл.; зубцы линейные 3—3.5 мм дл.; флаг 18—21 мм дл., 7—8 мм шир., пластинка обратнояйцевидная, клиновидная в основании, с ушками в нижней трети и выемчатая на верхушке; крылья 17—20 мм дл., пластинка узко-обратнояйцевидная, на верхушке притупленная; лодочка 15—17 мм дл., пластинка треугольно-эллиптическая, 6 мм дл. Завязь двугнездная, 9 мм дл., опушенная только белыми волосками, семязачатки в числе 18—20. Бобы полусидячие, вздутые, косо-двугнездные, сдавленные с боков, эллиптические, 18 мм дл., 8 мм шир., густоопушенные оттопыренными белыми волосками, с тонкими створками, носик 2—2.5 мм дл., одногнездный. Семена коричневато-серые, 1.5—1.7 мм дл.

Тип: Россия, Ростовская обл., Заветинский р-н, 8 км к ЮВ от с. Кичкино, окрестности хутора Андреева, правый берег р. Амты (бассейн р. Сал) типчаково-ковыльно-разнотравная степь. 26 V 2001, Ж. Н. Шишлова (LE).

Родство. От *A. candidissimus* Ledeb. отличается желтовато-белым (а не розово-фиолетовым) венчиком; густым опушением чашечки черными двуконечными волосками (а не белыми двуконечными оттопыренными волосками с небольшой примесью двуконечных, черных); обрубленным или притупленным окончанием листочков (а не заостренным, оканчивающимся шипиком); цветоносами около 12 см дл., всегда превышающими вегетативные побеги (а не 3—7 (9) см дл., равными или более короткими, чем вегетативные, побеги); коническим носиком 2—2.5 мм дл. (а не шиловидным, 5—7 мм дл.), прижатым (а не войлочным) опушением.

Систематическое положение вида довольно обособлено. Он наиболее близок к алтае-джунгарским пустынно-степным псаммофитным астрагалам из секц. *Leucophysa* Bunge: *A. steinbergianus* Sumn. и *A. candidissimus* Ledeb. К этой же секции относятся западно-джунгарский *A. urungunensis* Ulzij. и эндемик Турфанской котловины *A. toksunensis* S. B. Ho. Все эти растения имеют вздутые полудвугнездные или двугнездные бобы, опушенные белыми волосками, венчиком, густо исчерченным жилками с многочисленными анастомозами. В своей системе А. А. Бунге помещает эту секцию, тогда монотипную — с единственным представителем *A. candidissimus*, между секциями *Ammotrophus* Bunge и *Cystium* Bunge и близко к монотипной *Tanythrix* Bunge (с замечательным видом *A. roseus* Ledeb., обладающим опушенным венчиком). За ней следует обильная видами, весьма полиморфная секц. *Trachycercis* Bunge.

Отметим, что все эти секции тяготеют по происхождению или разнообразию к Алтае-Джунгарской провинции Степной подобласти Бореальной области Голарктики и Джунгаро-Тянь-Шане-Алайской провинции Туркестано-Пригималайской подобласти Переднеазиатской области Голарктики.

КЛЮЧ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ВИДОВ СЕКЦИИ *LEUCOPHYSA* BUNGE РОДА *ASTRAGALUS* L

1. Венчик желтовато-белый, чашечка опушена черными волосками, окончание листочков обрубленное или притупленное. Цветоносы около 12 см дл., всегда превышающие вегетативные побеги. Побеги прямостоячие, опушенные прижатыми волосками . . . . *A. ergenensis*.

+ Венчик розовый, чашечка опушена белыми волосками, листочки заостренные или оканчивающиеся шипиком. Цветоносы 3—7 (9) см дл., равные вегетативным побегам или короче их. Побеги восходящие, войлочно опушенные . . . . . . 2.

2. Зубцы чашечки 1—2 мм дл., составляют пятую часть ее длины. Боб сферический, вскрывающийся, двугнездный, перепончатая перегородка занимает более половины внутренней полости боба . . . . 3.

+ Зубцы чашечки 3—4 мм дл., составляют треть ее длины. Боб продолговатый, невскрывающийся, одногнездный, перепончатая перегородка лишь в основании внутренней полости боба . . . . 4.

3. Боб продолговато-ланцетный с острым, тонким, расщепляющимся носиком около 5 мм дл., вскрывающийся до половины. Прилистники 4—7 мм дл., узко-треугольные; листья войлочно-шерстистые, заостренные или оканчивающиеся шипиком . . . . *A. candidissimus.*

+ Боб сферический, 12—14 (18) мм в диам., носик около 0.5—1 мм дл., вскрывающийся узким отверстием по носику или невскрывающийся. Прилистники линейно-ланцетные, 6 мм дл.; листья полуприжато жестковолосистые, острые, реже закругленные . . . . *A. steinbergianus.*

4. Листочки 15—20 мм дл. 8—11 мм шир., яйцевидные . . . . *A. urungunensis.* Джунгарская Гоби, бассейн р. Урунгу (Булун-Тохой).

+ Листочки 4—10 мм дл., 3—9 мм шир., округлояйцевидные. . . . . . *A. toksunensis.* Турфанская (Лукчунская) котловина.

Секц. *Leucophysa*, принадлежность к которой нашего нового вида все же очевидна, по своим признакам промежуточна между двумя группами — крупной секц. *Trachycercis* и секциями *Cystium* и *Paracystium* Gontsch. подрода *Cercidothrix* Bunge рода *Astragalus*. Общими признаками для всех ранее известных видов секц. *Leucophysa* Bunge являются: хорошо развитые облиственные безрозеточные побеги, резко обособленные безлистные пазушные цветоносы, несущие на верхушке малоцветковые, довольно плотные соцветия, бледно-розовые или розовые (в сушке лиловатые) цветки и тонкостенные вздутые (но не крупные) полудвугнездные или почти одногнездные бобы, как правило опушенные белыми волосками.

Новый вид отличается от всех ранее известных молочно-белым или бледножелтоватым цветом венчика и преимущественно ортотропными побегами с очень длинными цветоносами. Значительную часть видов секций *Trachycercis*, *Cystium* и *Paracystium* представляют бесстебельные или короткостебельно-розеточные или полурозеточные поликарпики с каудексом, но в секциях *Trachycercis* и *Paracystium* есть также виды и с хорошо развитыми безрозеточными или полурозеточными побегами. Окраску венчиков многих видов этих секций определяют антоциановые пигменты (от красных, лиловатых до красно-фиолетовых оттенков), но у большинства видов секций *Trachycercis* и *Paracystium* преобладают белые, молочно-белые и желтоватые венчики. Новый вид демонстрирует еще более тесную связь секц. *Leucophysa* с *Trachycercis* и *Paracystium*, как и с *Cystium*. Принадлежность этих групп к единой ветви развития (филуму) безусловно, интуитивно, но вполне отчетливо чувствовал и А. А. Бунге. Признавая целостность этой группы в системе рода, мы неизбежно должны подчеркнуть, что возникновение в ней видов с тонкоперепончатыми вздутыми плодами (т. е. настоящей физокарпии) происходило неоднократно и унаследовано от разных предковых типов. Вздутые плоды возникали не только в подроде *Cercidothrix*, они весьма характерны для наиболее примитивных представителей рода *Phaca* (L.) Bunge (= *Carpophyson* Boriss.); в подроде *Astragalus* — разные варианты вздувающегося плода мы видим в секц. *Myobroma* Bunge (= *Caprini* DC.). Аналог этого приспособления для рассеивания диаспор — вздутые чашечки, заключающие в себе плод («ложная физокарпия»), свойственны ряду групп в разных подродах *Astragalus*. Оба этих биоморфологических модуса известны и в ближайшем роде *Oxytropis* DC., как и во многих других родах в разных трибах сем. *Fabaceae*. Отметим, что в огромном роде *Astragalus* появление физокарпии (как и ложной физокарпии) — событие нечастое, и такие специализированные преобразования репродуктивной сферы имеют явно адаптивное значение (распространение плодов ветром). Возможны две схемы, объясняющие закономерности появления этой специализации в тех или иных филумах рода *Astragalus*. Первая — дивергентное расхождение, направляемое отбором с эффектом проявления рецессивных аллелей (а в случае с физокарпией — блок генов, регулирующий развитие разных структур завязи, а затем и плода — явно содержит ряд рецессивных генов). Вторая — гибридизация между видами отдаленного родства с последующим проявлением комбинативной изменчивости в поколениях гибридов, часть которых становится носителями рецессивных признаков, унаследованных от предковых типов и возникших на очень ранних стадиях эволюции бобовых. Многие из современных видов рода, конечно же различные по абсолютному возрасту, исключительно полиморфны и демонстрируют широкий спектр однотипных (гомологичных) признаков в филуме. Одновременно в разных группах отчетливо прослеживаются и параллельные ряды гомологической изменчивости. Обе схемы развития рода как на основе дивергентной, так и на базе сетчатой эволюции могут в этом случае объяснить редкое проявление признаков физокарпии.

Однако следует заметить, что классические гомологические ряды наследственной изменчивости, установленные законом Н. И. Вавилова (отражающие проявления в фенотипе гетерозиготности), были полностью разработаны на объектах, относительно которых у нас сейчас не может быть сомнений в том, что они представляют результаты сетчатой эволюции. Комбинаторный характер геномов пшениц, ржи и ряда других зерновых культур, собственно, и обеспечил столь полное проявление гомологических рядов в фенотипах, многие признаки которых находились в рецессивном состоянии, но проявились в селекции. Уже Вавилов знал, что даже некоторые простые признаки (в том числе и окраска цветка) могут контролироваться не одним, а несколькими генами. В случае с физокарпией бобовых весь комплекс фенотипических признаков, проявляющихся в онтогенезе репродуктивных органов, видимо, осуществляется целым ансамблем генных взаимодействий (развития собственно завязи, постфлорального развития цветка в целом и развития соцветия с созревающими бобами в целом). Проявление в этом случае рецессивных признаков все же лучше объясняет гипотеза сетчатой эволюции, особенно столь частую в роде *Astragalus* (в том числе в подроде *Cercidothrix* и в частности в родстве рассматриваемых видов) мозаику распределения черных и белых волосков опушения по органам растения. У нового вида в отличие от всех до сих пор известных видов *Leucophysa* на чашечках развиты преимущественно черные двуконечные волоски (у других — в смеси с преобладающими белыми или только белые), но на бобах, как и у всех видов секции — исключительно белые волоски. Совокупность таких признаков, как развитие ортотропных побегов, особо длинных цветоносов на них, белая или желтая (без антоцианов или с леукоформами антоцианов) окраска цветков, более крупные вздутые бобы — все это признаки значительного обособления нового вида в секции, позволившие дать описание новой подсекции — *Occidentalia* Kamelin et Sytin, имея в виду также и огромный разрыв ареала, который, однако, возможно будет частично заполнен (на Южном Урале?).

Subsectio Occidentalia Kamelin et Sytin subsect. nov. — Herba perennis, caulibus erectis, pedunculis axillaribus maxime longis, floribus lacteis.

Typus: *Astragalus ergenensis* Kamelin et Sytin h. l.

Известный в настоящий момент пока только из «locus classicus», *A. ergenensis* может рассматриваться как узкий эндемик западной части Ергеней. Он был собран в келериево-ковыльно(*Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *S. ucrainica* P. Smirn.)-типчаково(*Festuca valesiaca* Gaudin, *F. pseudodalmatica* Krajina)-разнотравной степи. Таким образом, его ценотипическая природа существенно иная, чем у прочих видов секц. *Leucophysa* — облигатных псаммофитов (в большинстве случаев — обитателей приречных песков). Возникает вопрос, каким образом этот хорошо адаптированный к условиям среды ценофильный степной вид, снабженный к тому же весьма совершенным аппаратом для распространения семян, оказался полностью не способным к экспансии? Ответ может быть получен в результате тщательного изучения биологии и структуры ценопопуляции *A. ergenensis*.

Как редкий вид он заслуживает пристального наблюдения и строгой охраны.

По обособленности географического положения и типу викаризма наш вид сходен с *A. calycinus* M. Bieb., единственным кавказским представителем секц. *Laguropsis* Bunge, относящимся к подсекц. *Globicalyx* M. Popov, вместе с прибалхашско-джунгаро-тарбагатайским *A. follicularis* Pall. и с *A. zaissanensis* Sumn., описанным с Южного Алтая (гора Мраморная). Можно вспомнить и об эмблеме причерноморско-предкавказских степей — *Cymbochasma boristhenica* (Pall.) Klok. et Zoz — загадочном растении родства дауро-монголо-маньчжурского рода *Cymbaria* L., обнаруженном Г. И. Дохман в 1929 г. в окрестностях с. Пролетарского (в Сальском округе близ Сала-Манычского водораздела). Местообитания эти в настоящее время затоплены водами Пролетарского водохранилища. Однако *Cymbochasma boristhenica*, являясь довольно редким растением, распространена все-таки значительно шире нашего астрагала. Описанная по сборам ботаника-любителя Иоганна фон Бебера в 80-е годы XVIII в. из Каменной балки близ г. Берислава (с. Качкаровка), она прежде встречалась на Днепровских порогах, но сейчас исчезает вследствие распашки целинных степей. *Cymbochasma* сохранилась, видимо, в окрестностях г. Кривого Рога, а также в Запорожской, Херсонской и Николаевской областях Украины, известна она и в Северном Крыму, в Присивашье (окрестности с. Войково). Западное распространение этого рода ограничивается долиной речки Бургунт (между Днепром и Южным Бугом).

Нахождение *A. ergenensis* свидетельствует о неисчерпанности флористического богатства возвышенностей, окаймляющих Прикаспийскую низменность.

Останцовые формы рельефа стали рефугиумами редких видов, сохранившихся несмотря на контрасты климатических условий и колебания уровня Каспийского моря, испытавшего ряд мощных трансгрессий на протяжении позднего плейстоцена и голоцена. Дизъюнкция в ареале секц. *Leucophysa* ставит очередные вопросы о соотношении автохтонного и аллохтонного миграционного элементов во флоре Евразиатских степей, о возможности реконструкции состава ее миграционного ядра, о времени, темпах и путях экспансий.

SUMMARY

A new species of the genus *Astragalus* L. (*Fabaceae*) from Ergeni Upland (South-Eastern European Russia) is described as *Astragalus ergenensis* Kamelin et Sylin and included in the section *Leucophysa* Bunge of the subgenus *Cercidothrix* Bunge. Taxonomic relationships of this rare plant are discussed. Based on a study of the morphological features and geographical distribution, the new very strictly endemic species is separated to new subsection *Occidentalia* Kamelin et Sytin.

УДК 582.669.2

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 6

© Г. А. Лазьков

НОВЫЙ ВИД РОДА *GASTROLYCHNIS* (*CARYOPHYLLACEAE*) ИЗ КИТАЯ

G. A. LAZKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *GASTROLYCHNIS* (*CARYOPHYLLACEAE*) FROM CHINA

Биолого-почвенный институт НАН КР, Лаборатория флоры, Гербарий (FRU)
720071 Киргизия, Бишкек, пр. Чуй, 265

.Поступила 03.02.2003

Описан новый вид *Gastrolychnis alexeenkoi* из Китая.

Ключевые слова: *Caryophyllaceae*, *Gastrolychnis*, Китай, новый вид.

При просмотре гербарного материала по роду *Gastrolychnis* из Китая, хранящегося в Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE), мной были обнаружены образцы нового вида данного рода, определенные ранее как *Melandrium* *brachypetalum* (Hornem.) Fenzl. Выявленные существенные отличия данных растений от последнего вида позволили описать их как новый вид.

Gastrolychnis alexeenkoi Lazkov sp. nov. — *Melandrium brachypetalum* auct. non (Hornem.) Fenzl: Овчинников, 1968. Фл. Тадж. ССР, 3 : 584, табл. 89, рис. 7, 8, p. p. quoad pl. e Tagdumbach-Pamir. Planta ut videtur perennis. Caules ca. 40 cm alt., pilis articulatis eglandulosis, in parte superiore pilis glandulosis admixtis. Folia lineari-lanceolata, pilis articulatis eglandulosis tecta, uninervia; inferiora 5—6 cm lg., 5 mm lt., superiora 1—3 cm lg., 2—3 mm lt. Inflorescentia racemosa; flores inferiores in ramis 2—3 cm lg., superiores in axillis foliorum dispositi. Bracteae ad 5 mm lg., 1 mm lt., lineares, violaceae, pilis eglandulosis obsitae. Pedicelli 0.7—1.2 cm lg. Calyx fructiferus 1—1.1 cm lg., 5—6 mm lt., ovatus, dentibus longioribus triangularibus, obtusis 2 mm lg., nervibus violaceis, in parte superiore anastomosantibus, pilis glandulosis et eglandulosis obsitus. Petala violacea (?); unguis 1 cm lg., basi ciliatus, in parte inferiore auriculatus; limbus ca. 3.5 mm lg., basi vix dentatus, ad medio in lobos elongatos bifidus; paracorollae lobi 1—1.2 mm lg., apice dentati. Styli 5. Capsula 0.9—1 cm lg., 5 mm lt., ovata, dentibus 10 dehiscens. Semina 1.2 mm lg., 1 mm lt., inaequliter reniformia, dorso amplo-, latero minus obtuso-tuberculata, flavo-brunnea. Androgynophorus 0.7—1 mm lg., pubescens. (Fide figure).

Typus: «Flora Turkestanica Ex. 2837, Tagdumbach—Pamir (terra chinensis), ad junctionem fl. Kara-Czukur et Iiyk-su, in glareosis ripariis, N 584, 16 VII 1901. Th. Alexeenko» (LE).

A *G. brachypetalo* (Hornem.) Tolm. et Kozhanczikov seminibus majoribus 1.2 (nec 0.7—0.9) mm lg., flavo-brunneis (non rubescenti-brunneis), nec non limbo bifido, basi vix dentato (non emarginato, edentato) differt.

Species in memorem Th. N. Alexeenko nominatur.

Растение, по-видимому, многолетнее. Стебли около 40 см выс., опушенные членистыми, нежелезистыми, в верхней части с примесью железистых волосками. Листья линейно-ланцетные, покрыты членистыми нежелезистыми волосками, с одной жилкой; нижние 5—6 см дл., 5 мм шир.; верхние 1—3 см дл., 2—3 мм шир. Соцветие кистевидное, нижние цветки на веточках 2—3 см дл., верхние — сидячие в пазухах стеблевых листьев. Прицветники до 5 мм дл. и 1 мм шир., линейные, фиолетово окрашенные, опушенные нежелезистыми волосками. Цветоножки 0.7—1.2 см дл. Чашечка при плодах 1—1.1 см дл., 5—6 мм шир., яйцевидная с треугольными, туповатыми зубцами 2 мм дл., с фиолетово окрашенными, в верхней части анастомозирующими жилками, опушенная железистыми и нежелезистыми волосками. Лепестки фиолетовые (?); ноготок 1 см дл., в основании реснитчатый, в верхней части ушковидно расширенный; отгиб около 3.5 мм дл., в основании едва зубчатый, до середины разделен на продолговатые лопасти; доли привенчика 1 мм дл., на верхушке зубчатые. Столбиков 5. Коробочка одногнездная 0.9—1 см дл., 5 мм шир., яйцевидная, раскрывается 10 зубцами. Семена 1.2 мм дл., 1 мм шир., неровно почковидные. по спинке с крупными, по бокам с мелкими туповатыми бугорками, желтовато-коричневые Андрогинофор 0.7—1 мм дл., опушенный (см. рисунок).

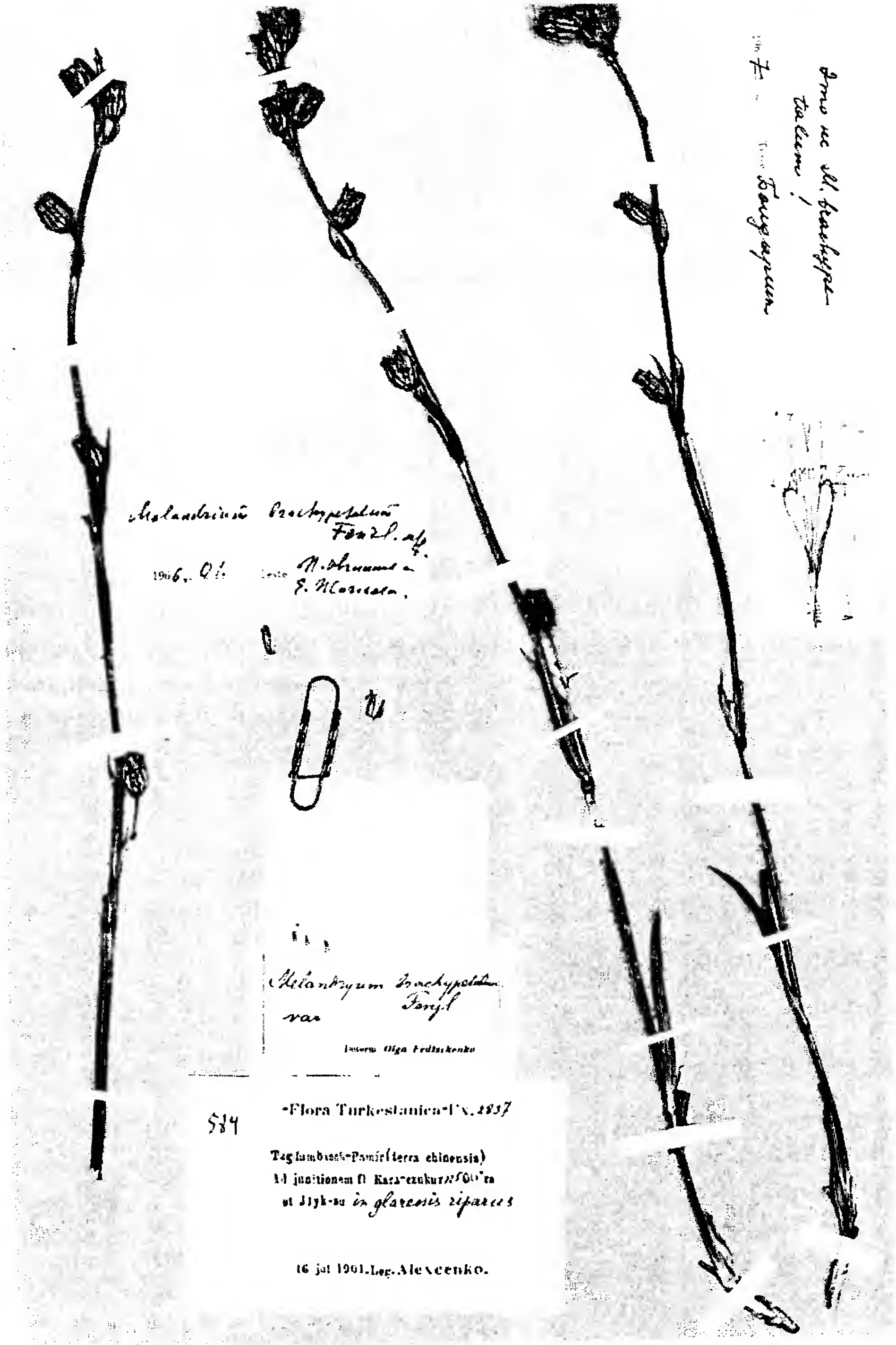
Тип: «Flora Turkestanica Ex. 2837, Tagdumbach-Pamir (terra chinensis), ad junctionem fl. Kara-Czukur et Iiyk-su, in glareosis ripariis, N 584, 16 VII 1901, [Th.] Alexeenko» (LE).

От *G. brachypetalum* (Hornem.) Tolm. et Kozhanczikov отличается более крупными 1—2 (а не 0.7—0.9) мм дл., желтовато-коричневыми (а не красновато-коричневыми) семенами, а также отгибом лепестка до середины разделенным, в основании с небольшими зубцами (а не слегка надрезанным без зубцов в основании).

Вид назван в память Ф. Н. Алексеенко.

Паратип (Paratypus): «Кашгария, пер[евал] Кок-Муйнак, при подъеме по б[ерегам] речки, мало, № 424, 27 VII 1909, Д. А. Дивногорская» (LE).

Впервые на отличия растений, описываемых здесь как новый вид, от *G. brachypetalum* (Hornem.) Tolm. et Kozhanczikov (= *M. brachypetalum* (Hornem.) Fenzl) было


Melandrium brachypetalum Fenzl. af.
1906. [illegible] M. [illegible] E. [illegible]
Melandryum brachypetalum Fenzl
var
Olga Fedtschenko
•Flora Turkestanica•Ex. 1837
584
Taglumbasch-Pamir (terra chinensis)
Ad junctionem fl. Kara-czukur 4500 m
et Jiyk-su in glareosis riparus
16 jul 1901. Leg. Alexeenko.

Типовой образец *Gastrolychnis alexeenkoi* Lazkov.

обращено внимание П. Н. Овчинниковым в его обработке рода *Melandrium* во «Флоре Таджикской ССР» (Овчинников, 1968).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Овчинников П. Н. Род Дрема — *Melandrium* Roehl. // Флора Таджикской ССР. Л., 1968. Т. 3. С. 577—593.

SUMMARY

The new species *Gastrolychnis alexeenkoi* Lazkov is described.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581 9

© А. П. Сухоруков

SENNIELLA SPONGIOSA (*CHENOPODIACEAE*) — НОВЫЙ АДВЕНТИВНЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ ВИД ИЗ АВСТРАЛИИ

A. P. SUKHORUKOV. *SENNIELLA SPONGIOSA* (*CHENOPODIACEAE*), A NEW ALIEN SPECIES FOR THE FLORA OF MIDDLE ASIA FROM AUSTRALIA

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы, 1, корп. 12
Тел./факс (095)939-18-27
E-mail: suchor@mail ru

Поступила 08.08.2002
Окончательный вариант получен 14.10.2002

На территории Каракалпакии в 1970 г. был собран адвентивный вид из Австралии — *Senniella spongiosa*, являющийся новым для Республики Узбекистан. Приводятся его описание с рисунком, синонимика, географическое распространение.

Ключевые слова: *Senniella spongiosa*, адвентивные виды, Узбекистан, Средняя Азия.

Во время работы в Ташкенте в Главном гербарии Академии наук Республики Узбекистан (TASH) мною было обнаружено интересное растение среди неопределенного гербарного материала рода *Atriplex* L. Дальнейшее исследование показало, что данный образец представляет собой *Senniella spongiosa* (F. Muell.) **Aellen sensu lato** (*Atriplex spongiosa* F. Muell.). Приводим его этикетку: «Узбекистан, Каракалпакия, восточный чинк Устюрта, 5 км к югу от родника Джиделибулак, третья терраса, возле безымянного родника, 8 VII 1970, Б. Сарыбаев» (TASH). Этот австралийский вид впервые был отмечен за пределами ареала в конце XIX—первой половине XX в. в некоторых странах Западной Европы (Германия, Бельгия и др.), занесенный в эти страны с австралийской шерстью (Ulbrich, 1934). Во второй половине XX в. вид культивировался в Средиземноморье в качестве декоративного и кормового растения. К настоящему времени *S. spongiosa* является натурализовавшимся видом в некоторых аридных регионах Северной Африки и Ближнего Востока, например в Израиле, Иордании (Greuter et al., 1984), Египте (Boulos, 1999 sub nom. *Atriplex holocarpa* F. Muell.) и Иране (Hedge, 1997).

Сборы *S. spongiosa* из Средней Азии и европейской части бывшего СССР не обнаружены в изученных мною материалах гербариев (LE, MW, TASH, KW, MHA, AA, NS, NSK, LECB, WIR, MOSP, MOSM, MWG, KWHA, SARAT, VOLG, W, WI, BILAS, RV, Московская сельскохозяйственная академия (МСХА) им. К. А. Тимирязева). Приводим описание, синонимику и рисунок впервые обнаруженного растения.

Senniella spongiosa (F. Muell.) Aellen, 1938, Bot. Jahrb. Syst. 68 : 416 s. l. — *Atriplex spongiosa* F. Muell., 1858, Transact. Proc. Philos. Inst. Vict. 2 : 74. — **A. holocarpa** F. Muell., 1859, Rep. Pl. Babbage's Exp.: 19. — Icon.: Ulbrich in Engler u. Prantl: 1934, Nat. Ptlanzenfam. Aufl. 2, 16c: fig. 194 C; Cunningham et al., 1982, Pl. W. New South Wales: fig. 44; Wilson, 1984, in Fl. Austr. 4 : fig. 20 B (*A. spongiosa*) et 20 C (*A. holocarpa*): fig. 1, 2.

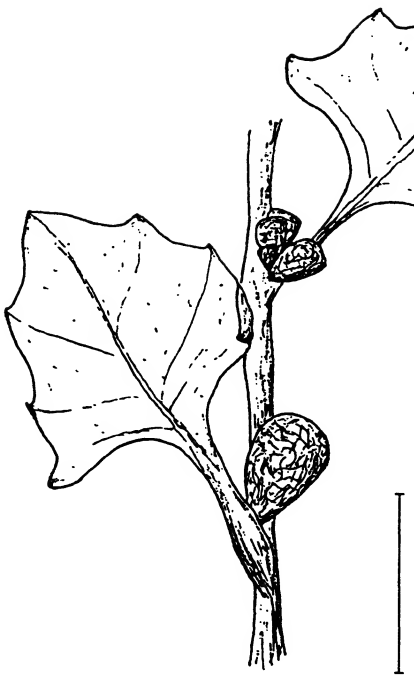


Рис. 1. Участок цветоносного побега с незрелыми плодами *Senniella spongiosa*.

Масштабная линейка — 0.5 см.

Typus: Sturts Creek, leg. F. Mueller, N 607132 (MEL).

Однодомный полукустарничек (иногда однолетник) высотой до 30—40 см, ветвистый в базальной части, годичные побеги с отслаивающейся беловатой корой. Листья (нижние и средние) длинночерешковые, цельные, зубчатые, ромбические или яйцевидно-ромбические, с обеих сторон серые от обильного опушения из пузыревидных волосков («мучнистого налета»), с коронарной анатомической структурой (Moser, 1934 sub *Atriplex spongiosa*): в сухом состоянии листья (при небольшом

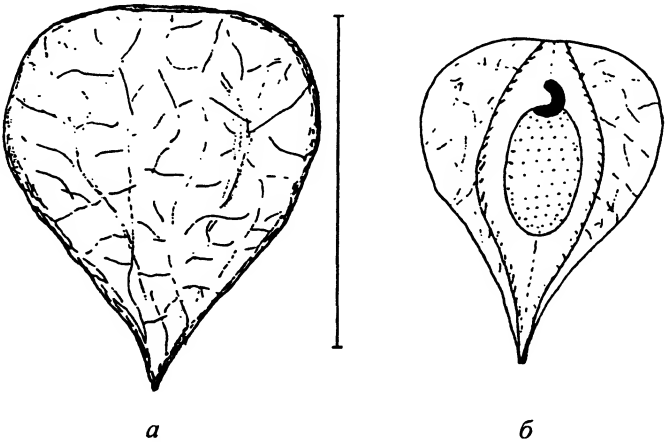


Рис. 2. Строение обертки *Senniella spongiosa*.

а — обертка из прицветничков, заключающих плод; *б* — продольный разрез обертки, в центре — плод.

Масштабная линейка — 1 см.

увеличении) имеют заметную, выделяющуюся по жилкам темно-зеленую хлоренхиму. Соцветие облиственное, клубочковидное, состоящее из 5—7 мужских и 1—5 женских цветков. Мужские цветки с околоцветником из 5 листочков. Женские цветки без околоцветника, заключены в обертку из двух полностью срастающихся (маргинально и по обращенной к гнезду плода поверхности) прицветничков; обертка широко-обратнояйцевидная или почти округлая, при плодах (4) 6—13 мм дл., 8—10 мм шир., в основании с клиновидным сужением, серого цвета, несклерифицированная, сильно вздутая из-за мощного развития губчатой ткани, напоминает ягодообразный плод («псевдокарпий»), в верхней части нередко коротко заостренная. Гнездо плода смещено к центру обертки. Плоды с пленчатым перикарпием, заключающие 1 семя. Стилодии свободные, в числе 2. Семена широкоовальные или почти округлые, около 2 мм дл., с обеих сторон плоские, со светло-коричневой тестой, с заметным периспермом. Зародыш вертикально расположенный, кольцевой, с направленным кверху корешком.

Цветение: вторая половина июня—июль; плодоношение: август—сентябрь (в северном полушарии). Особенностью *S. spongiosa* является ее способность к зацветанию и плодоношению уже на первом году жизни.

Распространение: пустыни Центральной и Южной Австралии, где является важным кормовым растением. Как заносное (кенофит) и ненатурализующееся (эфемерофит) отмечалось в конце XIX и первой половине XX в. в странах Западной Европы, натурализовавшееся (большей частью как рудеральное растение) в Северной Африке и на Ближнем Востоке; как заносное теперь отмечено также в Узбекистане.

Процитированный выше образец из Каракалпакии следует отнести к особой разновидности *S. spongiosa* var. *holocarpa* (F. Muell.) Aellen, характеризующейся длинночерешковыми листьями и оберткой при плодах 8—12 мм дл. (в нашем случае зрелые плоды отсутствуют). *S. spongiosa* s. str. имеет короткочерешковые листья и обертку 4—8 мм дл.

Вопрос о признании рода *Senniella* Aellen до настоящего времени окончательно не решен, как, впрочем, неясна видовая самостоятельность *Atriplex holocarpa* (Wilson, 1984). В последнем издании «Флоры Австралии» P. G. Wilson (1984) включает род *Senniella* в род *Atriplex* (sect. *Spongiocarpus* F. Buxb.), а *S. spongiosa* var. *holocarpa* рассматривает в качестве самостоятельного вида *Atriplex holocarpa* F. Muell. В настоящей работе я принял точку зрения P. Aellen (1938).

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность проф. H. Freitag (Kassel, Deutschland), проф. W. Greuter (Berlin, Deutschland), проф. A. Lyne (Canberra, Australia), проф. P. G. Wilson (Pert, Australia), заведующему TASH проф. У. П. Пратову за обсуждение материалов статьи, а также М. Р. Леонтьевой (МГУ, Москва) за техническую помощь в оформлении рисунка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Aellen P. Revision der australischen und neuseelaendischen Chenopodiaceen I: *Theleophyton, Atriplex, Morrisiella, Blackiella, Senniella, Pachypharynx* // Bot. Jahrb. Syst. 1938. Bd 68. S. 345—434.

Boulos L. Flora of Egypt. Cairo, 1999. Vol. 1. 419 p.

Greuter W., Burdet H. M., Long G. Med-Checklist 1, ed. 2. Berlin, 1984.

Hedge I. C. Atriplex // Flora Iranica. K. H. Rechinger (ed.). Graz, 1997. N 172. P. 63—87.

Moser H. Untersuchungen ueber die Blattstruktur von *Atriplex*—Arten und ihre Beziehungen zur Systematik // Beih. Bot. Centralbl. Abt. 2. 1934. Bd 52, Hf 2. S. 378—388.

Ulbrich E. Chenopodiaceae // Engler A. u. Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. Leipzig, 1934. Bd 16c. S. 379—584.

Wilson P. G. Atriplex // Flora of Australia. Canberra, 1984. Vol. 4. P. 81—132.

SUMMARY

A new alien Australian species *Senniella spongiosa* (F. Muell.) Aellen sensu lato, collected in 1970 in Karakalpakia, is recorded for the territories of Uzbekistan Republic and states of the former USSR. Its description, picture and range of distribution are given.

УДК 581.9(571.513 + 571.17) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 6

© Н. А. Некратова, Н. Ф. Некратов, А. Н. Некратова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ ФЛОРЫ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

N. A. NEKRATOVA, N. F. NEKRATOV, A. N. NEKRATOVA. VASCULAR PLANTS NEW AND RARE TO THE KUZNETSKY ALATAU FLORA

Научно-исследовательский институт биологии и биофизики
634050 Томск, пр. Ленина, 36
Факс (382)2-415616
E-mail: admin@res tsu.ru

Поступила 29.01.2002
Окончательный вариант получен 02.07.2002

Проведено флористическое изучение Кузнецкого Алатау в пределах Республики Хакасии и Кемеровской обл. в 2001 г. Использованы материалы прошлых лет. Впервые для Кузнецкого Алатау приводится 18 видов сосудистых растений, из них 9 видов впервые найдены в Хакасии. Для 6 видов, редких на Кузнецком Алатау, установлены новые местонахождения.

Ключевые слова: флора, сосудистые растения, новые виды, редкие виды, Кузнецкий Алатау, Республика Хакасия, Кемеровская область.

Несмотря на наличие ряда обобщающих флористических сводок (Крылов, 1927—1964; Черепнин, 1957—1967; Флора Красноярского края, 1964—1983; Флора Сибири, 1987—1997) и некоторых специальных исследований (Седельников, 1979; Анкипович, 1997), территория Кузнецкого Алатау по-прежнему остается флористически недостаточно изученной. Об этом свидетельствует массовое нахождение новых для этого региона видов за последние 10—13 лет (Некратова и др., 1988, 1989, 1993, 1995, 1996; Эбель, Некратова, 1996).

Кузнецкий Алатау входит в состав Алтае-Саянской горной страны. Его границы приняты в соответствии со схемой геоморфологического районирования гор Южной Сибири (Олюнин, 1975) с уточнениями, внесенными на основании последних геологических исследований в северной Хакасии (Геология..., 1998). Западный макросклон Кузнецкого Алатау находится на территории Кемеровской области, восточный — в Хакасии.

Изучение флоры Кузнецкого Алатау авторы начали в 1976 г. и периодически продолжали до 2000 г. За это время собрана коллекция в объеме более 7000 гербарных листов. Найдены 88 новых для Кузнецкого Алатау видов и новые местонахождения для 97 редких видов (Некратова и др., 1988, 1989, 1996). В 2001 г. авторы участвовали в комплексной экспедиции на Кузнецкий Алатау. В полевой сезон 2001 г. маршрутными исследованиями охвачена южная часть Кузнецкого Алатау (истоки р. Томь, бассейн р. Теренсу), осевая часть (хребты Тырень-Казыр, Междуказырский, Тигер-Тыш, Тыгыных в бассейне рек Тумуяс, Хурумных), восточный макросклон Кузнецкого Алатау от р. Уйбат, включая хр. Караташ, западную часть Батеневского кряжа, восточную часть хр. Саргая, истоки рек Печище, Базыр, Береш и Урюп. Собрано более 1500 гербарных листов. Весь гербарий с Кузнецкого Алатау в основном обработан и хранится в Лаборатории флоры и растительных ресурсов НИИ биологии и биофизики (НИИББ) при Томском государственном университете.

В ходе критической обработки коллекции сосудистых растений отмечен ряд новых и редких видов для Кузнецкого Алатау. В приводимом ниже списке виды даны по алфавиту.

1. *Aconitum glandulosum* Rapaics. Южносибирско-монгольский высокогорный вид. Во «Флоре Сибири» (Фризен, 1993) не отмечен для Кемеровской области и Хакасии. Приводится впервые для Кузнецкого Алатау и Хакасии.

Республика Хакасия, Ширинский район, 54° 07′ с. ш., 89° 15′ в. д., голец Харыхтасхыл, выс. 1650 м, горная тундра, мезопонижение между камней, 17 VIII 2000, Н. Некратов (ТК).

2. *Agropyron angarense* Peschkova. Эндемик юга Средней и Восточной Сибири. Указывается 1 местонахождение для юга Хакасии (Пешкова, 1990). Приводится впервые для Кузнецкого Алатау.

Республика Хакасия, Ширинский район, окр. с. Ефремкино, 54° 31′ с. ш., 89° 25′ в. д., правобережье р. Белый Июс, юго-западный склон 13—17°, остепненный закустаренный злаково-осоковый луг, 19 VII 1993, Н. Некратова (ТК).

3. *Agropyron pumilum* Candargy. Южносибирско-центральноазиатский горностепной вид. Г. А. Пешковой (1990) указывается для южных районов Хакасии. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Республика Хакасия, Ширинский район, окр. с. Ефремкино, 54° 31′ с. ш., 89° 25′ в. д., правый берег р. Белый Июс, юго-западный остепненный каменистый склон, 8 VII 1997, Н. Некратова (ТК).

4. *Allium tenuissimum* L. Южносибирско-центральноазиатский вид. Во «Флоре Сибири» (Фризен, 1987) не отмечен для Кемеровской области и Хакасии. Приводится впервые для Кузнецкого Алатау и Хакасии.

Республика Хакасия, Ширинский район, окр. с. Ефремкино, 54° 31′ с. ш., 89° 25′ в. д., правобережье р. Белый Июс, выс. 635 м, южный склон, ирисово-горошково-ковыльная щебнистая степь, 4 VII 1998, Н. Некратова, Н. Некратов (ТК).

5. *Astragalus alpinus* L. s. str. Голарктический арктоальпийский вид. Во «Флоре Сибири» (Выдрина, 1994) не отмечен для Кузнецкого Алатау. В Хакасии известно одно местонахождение вида в Минусинской котловине в окрестности станции Шира (Флора Красноярского края, 1960; Флора Сибири, 1994), которое рассматривается как реликтовое. Приводится впервые для Кузнецкого Алатау.

Республика Хакасия, Ширинский район, окр. с. Ефремкино, 54° 31′ с. ш., 89° 25′ в. д., надпойменная терраса второго порядка, остепненный низкотравный разнотравно-осоковый луг, 22 VI 2001, Н. Некратов (ТК).

6. *Bromopsis altaica* Peschkova. Алтае-тувино-монгольский горный вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау, что является первой находкой вида в Хакасии.

Республика Хакасия, Ширинский район, окр. с. Ефремкино, 54° 31′ с. ш., 89° 25′ в. д., правый берег р. Белый Июс, юго-западный остепненный каменистый склон, 8 VII 1992, Н. Некратова (ТК).

7. *Brunnera sibirica* Stev. Эндемик Алтае-Саянской флористической провинции. Лесной вид, редкий в пределах ареала. Известно одно местонахождение вида на западном макросклоне Кузнецкого Алатау (Некратова и др., 1989). Приводится второе местонахождение вида на Кузнецком Алатау (в пределах восточного макросклона).

Республика Хакасия, Усть-Абаканский район, верховья р. Иней, 53° 48′ с. ш., 89° 47′ в. д., выс. 1005 м, пойменный крупнотравный луг в ельнике (сомкнутость крон 0.4), 01 VII 2001, Н. Некратов (ТК).

8. *Campanula altaica* Ledeb. Восточноевропейско-южнозападносибирско-монгольский лесной и лесостепной вид. Во «Флоре Сибири» (Олонова, 1996) в Кузнецком Алатау не отмечен. Приводится впервые для Кузнецкого Алатау, где найден в лесном поясе близ границы леса. Вероятно, это реликтовое местонахождение вида. Найдена одна популяция, представленная девятью цветущими и шестью вегетирующими особями.

Кемеровская область, Новокузнецкий район, верховья р. Большой Тумуяс, 54° с. ш., 88° 58′ в. д., выс. 1180 м, 5 км на юго-запад от границы с Хакасией, юго-восточный склон 5°, разнотравно-злаковый луг среди разреженного пихтового леса, 13 VII 2001, Н. Некратов, М. Некратова, А. Опёнышева (ТК).

9. *Cheilanthes argentea* (S. G. Gmel.) G. Kunze. Южносибирско-центральноазиатский горный вид. Отмечен на юге Республики Хакасия (Красноборов, 1988). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Республика Хакасия, восточный макросклон Кузнецкого Алатау, 54° 31′ с. ш., 89° 26′ в. д., Ефремкинский хребет, окр. с. Ефремкино, водораздел ручья Кульбюрстюг и р. Белый Июс, выс. 890 м, диабазовые скалы, лиственничный лес, 18 VIII 2001, Н. Некратов, Н. Некратова (ТК).

10. *Corydalis capnoides* (L.) Pers. Евразийский горно-лесной вид. На Кузнецком Алатау известно одно местонахождение (Эбель, Некратова, 1996). Приводится второе местонахождение в этом регионе.

Республика Хакасия, Усть-Абаканский район, 53° 49′ с. ш., 89° 49′ в. д., долина р. Теренсу выше устья р. Ассуг 2 км, придолинная часть восточного склона (5°), закустаренное разнотравье, 21 V 2001, Н. Некратова, Н. Некратов (ТК).

11. *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvel. Южносибирско-центральноазиатский горный вид. Во «Флоре Сибири» (Пешкова, 1990) указан для Хакасии (с. Сартыково). Приводится впервые для Кузнецкого Алатау.

Республика Хакасия, Ширинский район, окр. с. Ефремкино, 54° 31′ с. ш., 89° 25′ в. д., восточное подножие рядом с хр. Ефремкинским, суходольный луг в лиственнично-березовом лесу, 11 VII 1992, Н. Некратова (ТК).

12. *Festuca malyschevii* E. Alexeev. Эндемик юга Средней и Восточной Сибири. Высокогорный вид. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау, где собран в нижней части лесного пояса. Данная находка вида — первая для Хакасии.

Республика Хакасия, Ширинский район, окр. с. Ефремкино, 54° 31′ с. ш., 89° 25′ в. д., правобережье р. Белый Июс, грива вдоль берега, южный каменистый остепненный склон, 19 VII 1992, Н. Некратова (ТК).

13. *Gagea altaica* Schischk. et Sumn. Горно-степной вид, не выходящий за пределы Алтае-Саянской флористической провинции. Редкий по всему ареалу. Во «Флоре Сибири» (Золотухин, 1987) не отмечен для Хакасии. Приводится впервые для Кузнецкого Алатау.

Республика Хакасия, Ширинский район, окр. с. Ефремкино, 54° 30′ с. ш., 89° 26′ в. д., долина ручья Смородиновый, выше устья 4.5 км, выс. 740 м, осоково-злаковый луг в разреженном лиственничнике, 29 V 2001, Н. Некратов (ТК).

14. *Melica altissima* L. Азиатский вид, заходящий на юго-восток Европы. Редкий в Сибири горно-степной вид. Во «Флоре Сибири» (Пешкова, 1990) указан для верховий Енисея. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау, где собран в нижней части лесного пояса. Данная находка вида — первая в Хакасии.

Республика Хакасия, Ширинский район, окр. с. Ефремкино, 54° 31′ с. ш., 89° 25′ в. д., пойма р. Белый Июс у подножия юго-западного склона хребта, злаково-крупнотравный закустаренный луг, 22 VII 2001, А. Некратова (ТК).

15. *Melica transsilvanica* Schur. Евразийский горно-степной вид. Во «Флоре Сибири» (Пешкова, 1990) приводится одно местонахождение на юге Хакасии. Редкий вид на Кузнецком Алатау. Известно одно местонахождение на Кузнецком Алатау (Эбель, Некратова, 1996). Приводится второе местонахождение вида в этом регионе.

Республика Хакасия, Ширинский район, 54° 32′ с. ш., 89° 24′ в. д., по речке Тарча (левый приток р. Белый Июс), выс. 710 м, юго-западный остепненный склон (крутизна 17°), 27 VI 1997, Н. Некратова, Н. Некратов (ТК).

16. *Mertensia davurica* (Sims) G. Don. Южносибирско-монгольский вид. Изредка и не обильно встречается в Горном Алтае (Ревушкин, 1988), в Туве и на Западном Саяне, в Прибайкалье (Никифорова, 1997), а также на прилегающей территории Монголии (Губанов, 1996). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау и Хакасии.

Республика Хакасия, Ширинский район, голец Кулагол, 54° 22′ с. ш., 89° 01′ в. д., выс. 1400 м, северо-западный склон 15—20°, дриадово-разнотравное редколесье, 20 VII 1993, Н. Некратова, Н. Некратов (ТК); там же, водораздел рек Большая Сыя и Белый Июс, 54° 17′ с. ш., 89° 10′ в. д., выс. 1260—1274 м, разреженный березово-лиственничный лес, 06 VI 1999, Н. Некратова, Н. Некратов (ТК).

17. *Oxytropis bracteata* Basil. Эндемик хакасских степей. Приводится впервые для Кузнецкого Алатау.

Республика Хакасия, Ширинский район, 8 км на северо-восток от с. Ефремкино, 54° 31′ с. ш., 89° 29′ в. д., правый борт долины ручья Кульбюрстюг, выс. 620 м, южный каменистый остепненный склон 18°, 18 VII 1999, Н. Некратов, Н. Некратова (ТК).

18. *Oxytropis reverdattoi* Jurtz. Хакасско-монгольский эндемик с дизъюнктивным ареалом. Горно-степной вид. Во «Флоре Сибири» (Положий, 1994) отмечен для степей Хакасии. Приводится впервые для Кузнецкого Алатау.

Республика Хакасия, Ширинский район, 54° 30′ с. ш., 89° 25′ в. д., по р. Белый Июс выше с. Ефремкино 2.7 км, выс. 770 м, остепненный юго-западный склон 20°, 18 VII 1998, Н. Некратов, Н. Некратова (ТК).

19. *Primula nivalis* Pall. Преимущественно южносибирский высокогорный вид, заходящий на север Средней Азии и в Монголию. Во «Флоре Сибири» (Ковтонюк, 1997) не приводится для Кузнецкого Алатау. Ранее указывался В. П. Седельниковым (1979) в высокогорьях Кузнецкого Алатау. Наши сборы подтверждают произрастание вида в этом регионе.

Республика Хакасия, Ширинский район, 53° 48′ с. ш., 89° 31′ в. д., водораздел рек Караташ и Малый Казыр, скальные карнизы на выс. 1800—1920 м (популяции малочисленны), 15 VII 1978, Н. Некратов (ТК); там же, 20 VII 2001 (только 3 особи найдены), Н. Некратов (ТК).

20. *Rhododendron dauricum* L. Североазиатский горно-лесной вид. Известен в южных районах Хакасии (Малышев, 1997). Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Республика Хакасия, Ширинский район, левобережье р. Белый Июс выше устья р. Большая Сыя 17 км, 54° 19′ с. ш., 89° 12′ в. д., выс. 840 м, северо-восточный склон ручья Каратеге, лиственнично-сосновый лес на гранитах, 23 IX 2000, Н. Некратов (ТК).

21. *Saussurea baicalensis* (Adams) Robins. Южносибирско-центральноазиатский высокогорный вид. На Кузнецком Алатау известно одно местонахождение (Некратова и др., 1989; Некратова, Некратов, 1999). Приводим 2 новых местонахождения вида на Кузнецком Алатау. Найденные местонахождения являются реликтовыми, расположены на расстоянии 18—20 км между собой и изолированы от ближайших, находящихся в Западном Саяне.

Республика Хакасия, Ширинский район, голец Кулагол, 54° 22′ с. ш., 89° 01′ в. д., выс. 1400 м, северо-западный склон 15—20°, дриадово-разнотравное редколесье, 20 VII 1993, Н. Некратова, Н. Некратов (ТК); Республика Хакасия, Ширинский район, 54° 17′ с. ш., 89° 10′ в. д., водораздел рек Большая Сыя и Белый Июс, выс. 1260—1274 м, разреженный березово-лиственничный лес, 06 VI 1999. Н. Некратова, Н. Некратов (ТК).

22. *Sphaerotorrhiza trifida* (Poir. ex Lam.) Khokhr. Евразийский вид. Во «Флоре Сибири» (Доронькин, 1994) указывается одно местонахождение для Горной Шории, долина р. Кондома (Спасский прииск). Приводится впервые для Кузнецкого Алатау и Хакасии.

Республика Хакасия, Ширинский район, окр. с. Ефремкино, 54° 30′ с. ш., 89° 25′ в. д., правобережная часть долины р. Белый Июс, закустаренный пойменный луг, 18 VII 2001, Н. Некратова (ТК).

23. *Utricularia minor* L. Голарктический вид, приуроченный к болотам. Приводится впервые для Кузнецкого Алатау. Найденное местонахождение вида является изолированным и реликтовым. Данная находка вида — первая в Хакасии.

Республика Хакасия, Усть-Абаканский район, 53° 48′ с. ш., 89° 47′ в. д., исток р. Иней, выс. 995 м, верховое осоково-сфагновое болото, 04 VII 2001, Н. Некратов, М. Некратова, А. Опёнышева (ТК).

24. *Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray. Голарктический, вероятно, арктоальпийский вид. Ранее приводился для лесного и высокогорного поясов Западного Саяна (Красноборов, 1976). Во «Флоре Сибири» (Данилов, 1988) для Алтае-Саянской горной области не указывается. Впервые приводится для Кузнецкого Алатау.

Республика Хакасия, восточный макросклон Кузнецкого Алатау, 54° 10′ с. ш., 89° 57′ в. д., гора Бюя, выс. 1305 м, северо-восточный склон, скальный выход у верхней границы леса, 22 VIII 2001, Н. Некратова, М. Некратова, А. Опёнышева (ТК).

Благодарности

Исследования проводились при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 01-04-49703, 01-04-63141).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анкипович И. А. Флора восточного макросклона Кузнецкого Алатау // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1997. 16 с.

Выдрина С. Н. *Astragalus* L. — Астрагал // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 20—74.

Геология и полезные ископаемые Северной Хакасии (Путеводитель по учебному геологическому полигону вузов Сибири) / Под ред. В. П. Парначева. Томск, 1998. 172 с

Губанов И. А Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения) / Под ред Р В. Камелина. М., 1996. 136 с.

Данилов М. П. Семейство *Woodsiaceae* — Вудсиевые // Флора Сибири. Новосибирск. 1988 Т. 1. С. 57—59.

Доронькин В. М. Роды *Erysimum* L. — *Goldbachia* DC. // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 66—94.

Золотухин Н. И. Род *Gagea* Salisb. — Гусинолук // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 49—54.

Ковтонюк Н. К. Семейство *Primulaceae* — Примуловые // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 30—47.

Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 379 с.

Красноборов И. М. Семейство *Sinopteridaceae* — Синоптерисовые // Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1. С. 73.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1927—1964. Т. 1—12.

Малышев Л. И. Семейство *Ericaceae* — Вересковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 14—29.

Некратова Н. А., Выдрина С. Н., Михайлова С. И. и др. Новые и редкие растения для Кузнецкого Алатау // Бот журн. 1988 Т. 73 № 9. С. 1341—1347.

Некратова Н. А., Выдрина С. Н., Михайлова С. И. и др. Растения новые и редкие для Кузнецкого Алатау. Двудольные первичнопокровные свободнолепестные и вторичнопокровные // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 754—761.

Некратова Н. А., Беляева Т. Н., Серых Г. И. и др. Конспект флоры высших сосудистых растений Кузнецкого Алатау. 1. Оноклеевые — Орхидные. *Onocleaceae — Orchidaceae.* М., 1993 Деп. в ВИНИТИ РАН. 78 с. № 689-В93.

Некратова Н. А , Некратов Н. Ф., Эбель А. Л. Растения редкие и новые для Кузнецкого Алатау. Оноклеевые — Орхидные // Биоразнообразие и редкие виды растений Средней Сибири: Тез. докл межрег. науч. конф., посвящ. 70-летию образования госзаповедника «Столбы». Красноярск, 1995. С. 81—83.

Некратова Н. А , Некратов Н. Ф., Эбель А. Л. Конспект флоры высших сосудистых растений Кузнецкого Алатау. *Onocleaceae — Orchidaceae* // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 66—77.

Некратова Н. А , Некратов Н. Ф. Заметки о *Saussurea baicalensis* на Кузнецком Алатау // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда. IV науч.-практ. конф. Барнаул, 1999. С. 195—198.

Никифорова О. Д. Mertensia Roth — Мертензия // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 108—112.

Олонова М В Семейство *Campanulaceae* — Колокольчиковые // Флора Сибири. Новосибирск. 1996. Т. 12. С. 148—164.

Олюнин В. Н. Горы Южной Сибири // Равнины и горы Сибири. М., 1975. С. 245—328.

Пешкова Г. А. Elymus L. — Пырейник // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 17—32.

Пешкова Г. А. Agropyron Gaertner — Житняк // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 35—41.

Пешкова Г. А. Melica L. — Перловник // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 216—219.

Положий А. В. Oxytropis DC. — Остролодочник // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 74—151.

Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 320 с.

Седельников В. П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск, 1979. 168 с.

Флора Красноярского края. Вып. I—X. Томск; Новосибирск, 1964—1983.

Флора Сибири. Т. 1—13. Новосибирск, 1987—1997.

Фризен Н. В. Allium L. — Лук // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 55—96.

Фризен Н. В. Aconitum L. — Борец // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 129—140.

Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края. Вып. 1—6. Красноярск, 1957—1967.

Эбель А. Л., Некратова Н. А. Флора окрестностей села Ефремкино (Кузнецкий Алатау, Хакасия) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 97—111.

SUMMARY

The aim of the research was an inventory of the Kuznetsky Alatau flora of vascular plants within the Hakasia Republic and the Kemerovo Region. It was carried out in 2001 year. The routes covered the largest part of the eastern macroslope, the southern part of the western macroslope and the axial part on the southern and the central Kuznetsky Alatau. Over 1500 herbarium sheets were collected. 18 plant species were found new to the Kuznetsky Alatau, including 9 species recorded in Hakasia for the first time. New localities for 6 rare plants were found.

УДК 581.9(470.22) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 6

© А. В. Кравченко, О. А. Рудковская, В. В. Тимофеева

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ КАРЕЛИИ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ГОРОДА ПЕТРОЗАВОДСКА

A. V. KRAVCHENKO, O. A. RUDKOVSKAYA, V. V. TIMOFEEVA. NEW AND RARE TO KARELIA VASCULAR PLANT SPECIES IN THE FLORA OF PETROZAVODSK TOWN

Институт леса Карельского НЦ РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
E-mail: kravchenko@krc.karelia.ru

Поступила 18.02.2002

Приведены данные о 45 новых и 33 редких для флоры Карелии видах сосудистых растений, обнаруженных в г. Петрозаводске.

Ключевые слова: флора, Карелия, г. Петрозаводск.

В ходе флористического обследования территории г. Петрозаводска нами были выявлены новые и редкие для Республики Карелии виды сосудистых растений. В помещенном ниже списке новые виды отмечены звездочкой (*). Приводятся также сведения о некоторых повторно найденных в городе видах, известных в республике только отсюда (указывались в малоизвестных работах финских ботаников), но не вошедших в сводки по флоре Карелии М. Л. Раменской (Раменская, 1960, 1983; Раменская, Андреева, 1982) и не отмеченных в атласе E. Hultén (1971). Для видов, собиравшихся нами более 3 раз, указаны данные только о первой находке.

Приводится информация о 78 видах, из которых 71 вид является заносным или дичающим, 7 — аборигенными, причем 2 из них (*Equisetum variegatum* и *Ranunculus reptabundus*) занесены из других районов республики.

Все цитируемые образцы хранятся в Гербарии Института леса Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск (PTZ), имеющиеся дублёты переданы в гербарий Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE). Названия и объем видов даны преимущественно в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995).

Equisetum variegatum Schleich. ex Web. et Mohr. Днище зарастающего песчаного карьера, обширные, иногда почти чистые заросли, 15 X 2001, № 9846, А. Кравченко, О. Рудковская. В схожем местообитании и также в массе встречается в дер. Сопоха вблизи заповедника «Кивач» (Кучеров и др., 2000). Самое южное известное местонахождение этого редкого в Карелии вида, встречающегося преимущественно по берегам рек и озер в местах распространения карбонатных горных пород.

* *Typha laxmannii* Lepech. Вторичное пересыхающее озерко в небольшом карьере около ж.-д. насыпи в центральной части города, заросли площадью около 20 м^2, 30 VII 2001, № 9165, А. Кравченко. Не вызывает сомнений заносный характер данной популяции, которая является наиболее северной из известных в европейской части России.

Agropyron pectinatum (Bieb.) Beauv. Бульвар в центре города, 2 удаленные друг от друга латки, 20 VIII 2000, № 734, О. Буцких. Редкий заносный вид, собиравшийся ранее только в городах Кондопога (Гусев, 1971) и Кемь (Гусев, 1973).

* *Festuca gigantea* (L.) Vill. Придомовой газон с кустарниками, около 15 экз., 22 VII 1998, № 313, О. Буцких. Наблюдался там же и в последующие годы. Вид приводился ранее для южной Карелии (Раменская, 1960, 1983; Цвелёв, 1974), однако гербарными образцами это не было подтверждено, кроме того, он указывался для лесов, тогда как в нашем случае вид, безусловно, занесен, вероятно, с

грунтом. В естественных местообитаниях вид в республике, скорее всего, не встречается.

* *Setaria pycnocoma* (Steud.) Henr. ex Nakai (*Setaria viridis* (L.) Beauv. subsp. *pycnocoma* (Steud.) Tzvel.). Песчаная ж.-д. насыпь около автовокзала, 4 X 1991, А. Кравченко; пустырь с кучами кожуры семян подсолнечника, обильно, 12 IX 2001, № 9730, А. Кравченко, О. Рудковская, В. Тимофеева.

* *S. weinmannii* Roem. et Schult. (*Setaria viridis* (L.) Beauv. subsp. *weinmannii* (Roem. et Schult.) Tzvel.). Пустырь с кучами кожуры семян подсолнечника, около 10 экз. в разных местах, вместе с предыдущим видом, 12 IX 2001, № 9681, 9709, 9731, А. Кравченко, О. Рудковская, В. Тимофеева.

* *Scirpus hippolyti* V. Krecz. Вторичное озерко, единично среди *Typha laxmannii* (см. выше), 30 VII 2001, № 9166, А. Кравченко, опр. Т. В. Егорова. Далекий северный занос преимущественно средне- и центральноазиатского вида, встречающегося в европейской части России только на крайнем юго-востоке (Егорова, 1976). Вероятно, оба вида занесены совместно и довольно давно, и, судя по численности популяции *T. laxmannii*, натурализовались.

* *Asparagus officinalis* L. Олуговелый участок насыпи автодороги, 1 экз., 11 IX 1998, № 400, В. Тимофеева; крупнотравный пустырь, 1 экз., 16 IX 2001, № 9739, А. Кравченко. Изредка культивируется как декоративное и овощное растение.

Malaxis monophyllos (L.) Sw. Фрагмент сырого ельника на берегу озерка на окраине города, 1 экз., 20 VIII 1998, № 6869, В. Тимофеева, А. Кравченко, О. Буцких; ивняк по берегу ручья, около 50 экз., 8 VII 1999, № 564, В. Тимофеева, О. Буцких. Редкий в республике вид, внесенный в Красные книги Карелии (1995) и Восточной Фенноскандии (Red Data Book..., 1998).

* *Juncus minutulus* V. Krecz. et Gontsch. Косимый газон, обильно, 18 VII 2000, № 8293, А. Кравченко. В Карело-Мурманском регионе впервые вид был недавно обнаружен в Мурманской обл. на Турьем мысу (Ковальский и др., 2000).

* *J. tenuis* Willd. Сырой пустырь, 24 VII 1998, № 6449, А. Кравченко. Данный неофит постепенно расселяется по территории города и в последующие годы еще несколько раз собирался на пустырях, по обочинам дорог, по сырым тропам в лесных куртинах, на сырых и вытоптанных берегах рек Лососинка и Неглинка (иногда в массе).

* *Aconogonon* ×*fennicum* Reiersen. Придомовой газон с декоративными кустарниками, обширная заросль площадью свыше 5 м^2 (одичавшее), 13 IX 2000, № 8830, А. Кравченко.

* *Reynoutria* × *bohemica* (Chrtek et Chrtková) J. P. Bailey. Впервые вид был собран на придомовом газоне с декоративными кустарниками в центральной части города, 30 VI 1999, № 752, О. Буцких, впоследствии собирался еще несколько раз как одичавшее или заносное на газонах, пустырях, по тропе в березовой куртине. Н. Н. Цвелёвым (2000) указывается на вероятность находки данного гибрида на северо-западе России.

* *R. japonica* Houtt. Придомовой газон с декоративными кустарниками, около 5 цв. экз. (одичавшее?), 15 VII 1998, О. Буцких; пустырь, десятки экз. (одичавшее), 13 VIII 2001, № 9370, А. Кравченко. 3 последних вида стали выращиваться для

декоративных целей только в последнее десятилетие, так что можно ожидать их дальнейшего расселения.

* *Rumex × transiens* (Simonk.) Tzvel. (*R. obtusifolius* L. subsp. *transiens* (Simonk.) Rech. fil.). По краю зеленых насаждений на фабрике валяной обуви, 4 цв., пл. экз., 25 VIII 1995, О. Буцких, опр. A. Kurtto. *R. obtusifolius* s. l. в республике остается до сих пор редким заносным видом (Раменская, 1983) и представлен преимущественно subsp. *sylvestris* (Lam.) Čelak. (*R. sylvestris* (Lam.) Wallr.).

* *Chenopodium missouriense* Aell. Свежий газон, около 5 пл. экз., 15 IX 1997, № 5851a, А. Кравченко, опр. P. Uotila. Ранее этот североамериканский вид был известен в Восточной Европе только из пос. Гребенки на Украине (Мосякин, 1996).

Gypsophila elegans Bieb. Щебнистая опалубка дома, около 10 экз., 9 VII 1998, № 6323a, А. Кравченко, клумба, 1 экз., 7 X 1999, № 7972, А. Кравченко, В. Тимофеева. Ранее этот нередко культивируемый декоративный вид как заносный или одичавший собирался только в г. Сортавала и заповеднике «Костомукшский» (Кравченко, Уотила, 1995).

Herniaria glabra L. Замшелый грунт между шпалами неиспользуемой ж.-д. ветки, около 10 экз., 2 VIII 2001, № 9267, А. Кравченко, О. Рудковская. Очень редкий в республике заносный вид, известный только из г. Медвежьегорска, дер. Белая Гора (Раменская, 1960) и заповедника «Костомукшский» (Кравченко, Белоусова, 1990).

Myosoton aquaticum (L.) Moench. Куча грунта на плодоовощной базе, 1 экз., 22 IX 2001, № 9761, А. Кравченко. Этот редкий в республике аборигенный вид, внесенный в Красные книги Карелии (1995) и Восточной Фенноскандии (Red Data Book..., 1998), известен с берегов Ладожского (Heikkilä et al., 1999) и Онежского (Кравченко и др., 2000) озер. М. Л. Раменской (Раменская, Андреева, 1982; Раменская, 1983) приводился для Петрозаводска, однако все известные нам образцы, хранящиеся в H и LE, собраны на берегах оз. Логмозеро в низовьях р. Шуи. Как заносный фиксируется в республике впервые.

* *Silene repens* Patrin. По ж.-д. путям на товарной станции, 28 VI 1995, № 200, О. Буцких. В Карело-Мурманском регионе этот заносный вид впервые обнаружен недавно в Мурманской области вблизи дер. Ковда (Соколов, 1994).

Aconitum × cammarum L. Впервые вид был обнаружен около развалин деревянного дома, 10 IX 1993, О. Буцких, после чего неоднократно собирался на газонах, пустырях, в кустарниках, в мелколесье в основании ж.-д. насыпи, в щелях. Широко культивируемый декоративный вид, который как одичавший пока указывался только для пос. Калевала (Кравченко, 1997б).

* *A. neomontanum* Wulfen. Пустырь у развалин дома, 1 латка площадью около 2 м^2 (одичавшее), 14 VIII 2001, № 9835a, А. Кравченко, О. Рудковская, В. Тимофеева.

Ranunculus reptabundus Rupr. Вторичное озерко в лесной куртине на окраине города, десятки цв., пл. экз., 8 VIII 1998, № 6486, А. Кравченко, опр. P. Uotila. Этот преимущественно арктический вид известен в Карелии из нескольких точек по берегам Белого моря (Раменская, 1960; Кравченко, 1999). Особенности местообитания вида в Петрозаводске свидетельствуют, скорее, о заносном характере вида, хотя способы заноса остаются загадкой (возможно, с водными и околоводными птицами, летящими из Онежского залива Белого моря).

* *Eschscholzia californica* Cham. Куча грунта, 1 экз., 19 VII 2001, № 9065, А. Кравченко; сеяный газон, 1 экз., 28 VIII 2000, № 736, О. Рудковская. Изредка культивируется как декоративное.

Papaver nudicaule L. Газон, 7 экз., 12 VIII 1998, № 457, О. Буцких, опр. Т. В. Егорова. Ранее вид был известен только из дер. Куркийоки (Räsänen, 1944).

P. rhoeas L. На щебне по ж.-д. насыпи, 12 VII 1992, А. Кравченко («*Papaver somniferum*», Кравченко, 1997б); газон с кустарниками, 2 экз., 1 IX 1999, № 621, А. Кравченко, О. Буцких, В. Тимофеева. Ранее вид приводился только для пос. Хийтола (Раменская, 1960).

Brassica napus L. В нескольких местах на территории «Карелхлебпродсервис», всего около 30 экз., 30 VIII 1999, № 480, О. Буцких; ж.-д. насыпь, 7 X 1999, № 7869, А. Кравченко, В. Тимофеева; двор жилого дома, 5 X 1999, № 585, В. Тимофеева. Ранее вид приводился только для г. Медвежьегорска (Кравченко, 1997б).

* *Matthiola bicornis* (Sibth. et Smith) DC. Торфяной несеяный газон, 1 цв., пл. экз., 7 X 1999, № 7964, А. Кравченко, В. Тимофеева, опр. В. И. Дорофеев. Данный вид, нередко культивируемый как декоративное растение, в европейской части России в качестве заносного указан только для Липецкой (Александрова и др., 1996) и Орловской (Сотников, 2000) областей.

Rapistrum rugosum (L.) All. Куча грунта и мусора на обочине дороги, 7 экз., 28 VIII 2000, № 731, О. Буцких. Повторная находка этого заносного вида, известного в республике только из Петрозаводска (Repo, 1943, 1949).

Rorippa austriaca (Crantz) Bess. На вытоптанных олуговелых берегах Онежского озера, около 50 экз., 4 VII 2001, № 8891, А. Кравченко, и заросли площадью 5 м^2, 13 VIII 2001, № 9379, А. Кравченко, О. Рудковская; куча грунта на пустыре, 5 пл. экз., 11 VII 2001, № 8978, А. Кравченко. Этот заносный вид приводился ранее только для г. Кондопога (Гусев, 1975).

* *Sisymbrium officinale* (L.) Scop. var. *leiocarpum* DC. (*Velarum leiocarpum* (DC.) Tzvel.). Ж.-д. пути, на щебне, 1 пл. экз., 14 VIII 2001, № 9435, А. Кравченко. Данная форма с голыми стручками ранее для республики не приводилась. Для России впервые указана недавно для г. С.-Петербурга (Попов, 1998). В. И. Дорофеевым (2001) отмечено, что опушенная (var. *officinale*) и голоплодная формы часто встречаются совместно и происходят из одного семенного материала. Var. *officinale* встречается в Петрозаводске на пустырях, неухоженных газонах, вдоль дорог и в других схожих местообитаниях часто и в массе; предпринимавшиеся нами неоднократные попытки обнаружить голоплодные экземпляры всегда оказывались неудачными. Цитируемый экземпляр, безусловно, занесен с юга.

S. orientale L. Пустырь, 1 экз., 27 IX 1998, № 6471, А. Кравченко, опр. В. И. Дорофеев. Повторная находка этого заносного вида, известного в республике только из Петрозаводска (Fagerström, Luther, 1945).

* *Hylotelephium spectabile* (Boreau) H. Ohba. В придорожных сорняках вблизи снесенного деревянного дома, латка площадью около 0.5 м^2, 19 VII 2001 (одичавшее), № 9068, А. Кравченко. Очень редко выращиваемый в республике декоративный вид.

Potentilla orientalis Juz. (*P. bifurca* L. s. l.). Олуговелый берег Онежского озера около городского пляжа, почти чистая популяция площадью около 4 м^2, 18 IX 2001,

№ 926, О. Рудковская. Ранее этот заносный вид приводился для о-ва Кондостров в Белом море (Кравченко, 1997а).

Rubus caesius L. На щебне между ж.-д. путями, заросли площадью около 10 м², цв., пл., 2 VIII 2001, № 9258, А. Кравченко, О. Рудковская. Ранее в Карелии этот заносный вид был известен только из г. Медвежьегорска (Кравченко, 1997б).

Lathyrus tuberosus L. Кустарники по краю ж.-д. насыпи, около 30 экз., 4 VII 1998, № 372, О. Буцких; ж.-д. насыпь, 1 экз., 22 IX 2001, № 9763, А. Кравченко. Ранее этот неофит был известен только из г. Кондопога (Кравченко, Тимофеева, 1998) и дер. Сопоха (Кучеров, Сенников, 1999).

* *Medicago romanica* Prod. Олуговелый пустырь на берегу р. Неглинка, 22 VIII 1994, О. Буцких; песчаная ж.-д. насыпь, 2 IX 1997, № 5587, А. Кравченко.

* *Phaseolus vulgaris* L. Впервые вид был найден на дворовом пустыре, 3 экз., 24 VII 1998, № 6450, А. Кравченко, после чего неоднократно собирался на пустырях, кучах грунта, придорожных газонах, рынках. Изредка культивируется в республике как пищевое.

* *Trigonella caerulea* (L.) Ser. Пустырь в центральной части города, 1 цв. экз., 16 IX 1998, № 361, В. Тимофеева. Редкий в европейской части России вид (Yakovlev et al., 1996), для которого Петрозаводск является наиболее северным известным местом заноса.

Vicia faba L. (*Faba bona* Medik.). Щебнистая отсыпка у трансформаторной будки, 2 пл. экз., 29 VII 2001, № 9145, А. Кравченко. В Карелии этот изредка выращиваемый вид ранее собирался в дер. Куркийоки (Räsänen, 1944) и пос. Суккозеро (Гусев, 1973).

* *Xanthoxalis stricta* (L.) Small. Впервые найден на куче грунта с мусором, 4 экз., 16 IX 1998, № 360, В. Тимофеева, после чего собирался несколько раз в щелях, на заброшенных клумбах. На опытном участке Станции юннатов стал обременительным сорняком. Изредка культивируется как декоративное растение.

Geranium sibiricum L. Ж.-д. полотно на хлебозаводе, 3 цв., пл. экз., 14 VIII 1997, № 284, В. Тимофеева; пустырь возле гаражей, 1 цв. пл. экз., 31 VII 2001, № 9219, А. Кравченко. Ранее этот заносный вид приводился только по старым сборам из г. Медвежьегорска (Кравченко, Уотила, 1995).

* *Tropaeolum majus* L. Впервые найден на пустыре с кучами строительного мусора, около 5 цв., пл. экз., 21 VIII 2000, № 739, О. Буцких, после чего собирался еще несколько раз в трещинах асфальта, на кучах грунта, в различных мусорных местах. Широко культивируемый в республике декоративный однолетник.

* *Vitis vinifera* L. Дворовой пустырь, 1 экз., 16 IX 1998, № 362, В. Тимофеева; на городских рынках по 1 экз., 27 IX 2001, № 9818с, А. Кравченко, О. Рудковская, В. Тимофеева и 13 X 2001, № 9830а, А. Кравченко. Впервые зарегистрированный занос на северо-западе России.

Abutilon theophrasti Medik. Свежий торфяной газон вдоль дороги, 1 цв. экз., 26 IX 2001, № 9819, А. Кравченко. Ранее вид был известен только из дер. Ладва-Ветка (Гусев, 1980).

* *Malva mauritiana* L. Цветник с *Calendula officinalis*, 2—3 экз., 24 VIII 2001, № 9568, А. Кравченко.

* *M. moschata* L. Неухоженный газон рядом с палисадником, 2 экз. (одичавшее), 30 VII 2001, № 9173а, А. Кравченко. Изредка культивируется в качестве декоративного растения

* *M. sylvestris* L. Клумба, 1 экз., 14 IX 1992, А. Кравченко; засоренный придомовой газон, 1 экз., 30 VIII 2000, № 741, О. Буцких; газон, 2 экз., 30 VII 2001, № 9173, А. Кравченко. Семена этого вида, как и *M. mauritiana*, занесены, вероятно, с семенами декоративных трав.

* *Epilobium bergianum* A. Skvorts. Сырые кустарники на берегу р. Лососинка, около 10 цв., пл. экз., 12 VII 2001, № 8992, А. Кравченко.

Myriophyllum sibiricum Kom. Оз. Четырехверстное, обильно, 19 VIII 1998, № 6853, А. Кравченко, О. Буцких, В. Тимофеева; озеро в кварцитном карьере «Каменный бор», 31 VIII 1999, № 547, А. Кравченко, О. Буцких, В. Тимофеева.

Myrrhis odorata (L.) Scop. Неухоженный газон в центральной части города, 1 пл. экз., 28 VI 1999, А. Кравченко. В республике этот очень редко выращиваемый пряно-ароматический вид как заносный или одичавший собирался в первой половине XX в. финскими ботаниками только в северном Приладожье — в дер. Соанлахти и г. Сортавала (Linkola, 1921).

Succisa pratensis Moench. Олуговелая пустошь между ж.-д. и автодорогой, многочисленная популяция площадью около 100 м², 31 VIII 2001, № 9215, А. Кравченко. Довольно редкий в республике вид, встречающийся в прибрежных кустарниках, по опушкам и на лугах; севернее Петрозаводска известен из 2—3 пунктов (Hultén, 1971).

Lycopersicon esculentum Mill. Начиная с 1997 г. неоднократно собирался нами на рынках (десятки экземпляров), оптовых продуктовых базах, в различных мусорных местах, по обочинам дорог, в щелях асфальта, у строений. На отстойниках городских очистных сооружений иногда обильно плодоносит. Этот широко культивируемый в условиях закрытого грунта вид как заносный был известен ранее только из пос. Реболы (Jalas, 1948).

* *Physalis philadelphica* Lam. Придомовой газон с преобладанием *Elytrigia repens* и *Artemisia vulgaris*, 7 цв. экз., 22 IX 2001, № 9780, А. Кравченко, опр. A. Kurtto. Данный вид, близкий к *Physalis ixocarpa* и отличающийся от него более широкими листьями с более крупными зубчиками, ранее для России, вероятно, не приводился (Черепанов, 1995).

Phacelia tanacetifolia Benth. Свежий торфяной газон со сплошным покровом из *Stellaria media*, 1 цв. экз., 25 VIII 2001, № 9583, А. Кравченко. Ранее этот медонос, изредка выращиваемый пчеловодами, собирался только в дер. Ажепнаволок в Заонежье (Sparre, 1945).

* *Symphytum asperum* Lepech. В щели между отмосткой фундамента и стеной дома, 1 экз., 9 VII 2000, № 680, В. Тимофеева; в схожем местообитании, около 20 экз., 15 VIII 2001, № 9450, А. Кравченко.

* *S. caucasicum* Bieb. Придомовой газон, 17 IX 2001, № 934, О. Рудковская.

S. × *uplandicum* Nym. Край газона, 27 VII 1998, № 933, О. Буцких. Ранее в республике данный стабилизировавшийся гибрид был известен только с о-ва Валаам (Hulkkonen, 1925), где повторно собирался и нами. Виды рода *Symphytum* широко используются в озеленении Петрозаводска (в основном населением при неорганизованном обустройстве придомовых участков), часто разрастаются в местах культивирования и разносятся. Успешность натурализации и частота встречаемости этих видов (как и *S. officinale* L., которого среди наших сборов пока нет) требует дальнейшего изучения. Все сборы, относящиеся к данному роду, определены С. Р. Майоровым и Д. Д. Соколовым.

Mentha × *dalmatica* Tausch. Сырой пустырь на берегу ручья, 31 VIII 1999, № 537, А. Кравченко, О. Рудковская, В. Тимофеева; газон между шоссе и тротуаром, на площади около 10 м^2, 27 VII 2000, № 866, О. Рудковская. Ранее приводился из нескольких точек в северном Приладожье (Marklund, 1963).

* *M. gracilis* Sole (*M. gentilis* auct., non L.). По ручью среди *Glyceria* spp., более 50 цв. экз., 27 IX 2000, № 8853, А. Кравченко.

* *M. longifolia* (L.) Huds. Придомовой газон, 9 IX 1998, № 345, В. Тимофеева. Все 3 вида мяты изредка выращиваются в республике, преимущественно на дачных участках.

* *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray. Куча растительных остатков около частного коттеджа, 1 экз., 15 VIII 2001, № 9466, А. Кравченко, О. Рудковская. Изредка культивируется как декоративное растение, чаще на дачных участках, где отмечено семенное размножение. Самое северное известное место находки вида в европейской части России (Цвелёв, 1996).

* *Ambrosia trifida* L. Придомовой газон, 4 цв. экз., 21 IX 1999, № 570, В. Тимофеева, пустырь, в 3 разных местах, всего 10 цв. и вегет. экз., 12 IX 2001, № 9669, 9703 и 9708, А. Кравченко, В. Тимофеева, О. Рудковская. Самое северное известное место находок этого заносного североамериканского вида в европейской части России.

Artemisia scoparia Waldst. et Kit. Пустырь, 1 экз., 12 IX 2001, № 9716, А. Кравченко, В. Тимофеева, О. Рудковская. Повторная находка вида, известного в республике только из Петрозаводска (Repo, 1943, 1949; Fagerström, Luther, 1945).

Aster novi-belgii L. Впервые найден на газоне, 17 VII 1998, № 380, О. Буцких, впоследствии вид как одичавший или заносный был неоднократно собран на пустырях, кучах грунта, газонах, в кустарниках, по обочинам дорог, на сыром лугу в основании ж.-д. насыпи, в щелях асфальта. До этого приводился только для пос. Кивач (Кучеров, Сенников, 1999).

Centaurea × *livonica* Weinm. (*C. jacea* L. × *P. phrygia* L.). Опушка смешанного леса в основании ж.-д. насыпи, 19 VII 2000, № 8310, А. Кравченко, О. Буцких, В. Тимофеева. Позднее собирался несколько раз на олуговелых пустырях, газонах, ж.-д. откосах. Обычно образует чистые популяции, реже встречается единично среди нередкого в городе *C. jacea*, в то время как *C. phrygia* известен всего из нескольких пунктов. Ранее указывался для г. Суоярви (Saarisalo-Taubert, 1966).

C. montana L. Впервые собран на придомовом газоне, 2 экз., 2 IX 1997, № 117, В. Тимофеева, после чего собирался еще несколько раз в таких же местообитаниях. Нередко выращивается как декоративное, но в одичавшем состоянии вид был известен ранее только из пос. Кивач (Кучеров, Сенников, 1999).

Cosmos bipinnatus Cav. Впервые найден в щели отмостки дома, 1 экз., 15 VIII 2000, № 8605, А. Кравченко, после чего неоднократно собирался на пустырях, вдоль дорог, в различных мусорных местах. Этот широко культивируемый декоративный вид как заносный или одичавший известен пока только из поселков Бесовец и Пяозерский (Кравченко, 1997б).

* *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake. Песчаная отсыпка и свежий торфяной газон у новостройки, 5 экз., 1 X 2001, № 1302, В. Тимофеева; свежий торфяной газон и клумба с *Bellis perennis*, 7 цв., пл. экз., 11 X 2001, № 9830, А. Кравченко.

* *Lactuca sativa* L. Пустырь вблизи баков с мусором, около 15 экз., 4 VIII 2001, № 9287а, А. Кравченко; на клумбах с *Tagetes patula*, 2 экз., 8 VIII 2001, № 9305, А. Кравченко; с *Calendula officinalis*, 1 экз., 6 X 2001, № 9827, А. Кравченко. В первом случае происходит из отбракованных семян, в двух других, вероятно, занесен с семенами декоративных трав. Этот широко культивируемый овощной вид изредка выращивается на придомовых участках и в Петрозаводске.

* *L. serriola* L. Впервые собран в щели между отмосткой фундамента и стеной дома, 15 цв., пл. экз., 21 VIII 2000, № 732, О. Буцких, впоследствии собирался еще несколько раз на пустырях и в различных мусорных местах.

Pyrethrum parthenium (L.) Smith. В щелях между бетонными плитами дорожки, плитами и бетонной оградой, около 10 экз., 26 IX 2000, № 8851, А. Кравченко; высокотравный пустырь, 1 экз., 18 IX 2001, № 9747а, А. Кравченко. Повторная находка этого нередкого декоративного вида, известного в республике как заносный или одичавший только из Петрозаводска (Fagerström, Luther, 1945).

* *Rudbeckia laciniata* L. На кучах строительных отходов и бытового мусора на пустыре, около 7 экз., 9 VIII 2001, № 9339, А. Кравченко, О. Рудковская. Широко культивируемый декоративный вид.

* *Senecio dubitabilis* C. Jeffrey et Y. L. Chen. На щебне по ж.-д. в разных местах: 2 экз., 31 VII 2001, № 9220, А. Кравченко, около 10 экз., 2 VIII 2001, № 9257, А. Кравченко, О. Рудковская и 1 экз., 14 VIII 2001, № 9433, А. Кравченко. На северо-западе России изредка встречается в Ленинградской обл. (Цвелёв, 2000); недавно обнаружен в нескольких пунктах в Мурманской обл. (Костина, 2000), так что можно ожидать находок вида и в других районах республики.

* *Solidago canadensis* L. Впервые собран на высокотравном пустыре, 4 экз., 1 IX 1999, № 538, А. Кравченко, О. Буцких, В. Тимофеева, впоследствии вид как одичавший или заносный неоднократно собирался на пустырях, кучах грунта вдоль дорог, стенке придорожной канавы, в щелях отмостки фундамента, у заборов. Широко культивируемый декоративный вид.

* *S. serotinoides* Á. et D. Löve. Впервые собран на стенке придорожной канавы, около 50 экз., 24 IX 2001, № 9789, А. Кравченко, после чего собирался еще несколько раз на пустырях, у строений, в щелях, на кучах грунта. Изредка культивируемый декоративный вид.

* *Tagetes patula* L. Впервые собран в щели между отмосткой фундамента и стеной дома, 1 цв. экз., 10 VIII 1998, № 378, О. Буцких, В. Тимофеева. После этого собирался еще несколько раз на пустырях, в щелях у строений, в различных мусорных местах. Широко культивируемый декоративный вид.

* *Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz. Впервые найден на неухоженном газоне около рынка, 1 экз., 4 X 1999, № 963, В. Тимофеева, после чего неоднократно собирался на рынках, свежих газонах, пустырях, в мусорных местах. В октябре 2001 г. на пустыре обнаружено несколько экз. при плодах.

* *X. spinosum* L. Куча грунта на плодоовощной базе, 1 цв. экз., 22 IX 2001. № 9756, А. Кравченко. Первая находка вида на северо-западе России.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность В. В. Бялту, В. И. Дорофееву, Т. В. Егоровой, Р. В. Камелину, Г. Ю. Конечной, Н. Н. Цвелёву (LE), С. Р. Майорову, Д. Д. Соколову (MW), Arto Kurtto, Pertti Uotila (Helsinki, H) за определение или проверку ряда образцов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова К. И., Казакова М. В., Новиков В. С., Ржевуская (Вьюкова) Н. А., Тихомиров В. Н. Флора Липецкой области. М., 1996. 376 с.

Гусев Ю. Д. Расселение растений по железным дорогам северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 3. С. 347—360.

Гусев Ю. Д. Дополнения к адвентивной флоре северо-западных областей Европейской России // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 6. С. 904—909.

Гусев Ю. Д. Новые сведения о распространении адвентивных растений на северо-западе СССР // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 3. С. 380—387.

Гусев Ю. Д. Новые сведения по адвентивной флоре разных областей таежной зоны европейской части СССР // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 249—255.

Дорофеев В. И. Обзор рода *Velarum* Reichenb. (*Cruciferae*) // Новости сист. высш. раст. СПб., 2001. Т. 33. С. 127—130.

Егорова Т. В. Сем. *Cyperaceae* — Осоковые // Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 6—85.

Ковальский С. В., Сафонова А. Ю., Соколов Д. Д. Флористические находки в Кандалакшском заповеднике (Мурманская область) // Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии: Тез. докл. Междунар. конф. Петрозаводск, 2000. С. 47—48.

Костина В. А. Дополнения к флоре Мурманской области // Бот. журн. 2000. Т. 86. № 10. С. 101—105.

Кравченко А. В. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Карелии // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 4. С. 124—127.

Кравченко А. В. Дополнения к флоре Карелии. Петрозаводск, 1997б. 60 с.

Кравченко А. В. К флоре сосудистых растений Карельского побережья Белого моря // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на Карельском побережье Белого моря. Петрозаводск, 1999. С. 55—65.

Кравченко А. В., Белоусова Н. А. Флора заповедника «Костомукшский» и возможности использования некоторых декоративных видов при озеленении городов и поселков Карельской АССР // Озеленение и садоводство в Карелии. Петрозаводск, 1990. С. 32—43.

Кравченко А. В., Каштанов М. В., Кузнецов О. Л. Сосудистые растения // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск, 2000. С. 94—111.

Кравченко А. В., Тимофеева В. В. Новые и редкие для Карелии заносные виды растений // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1998. Т. 103. Вып. 2. С. 64—65.

Кравченко А. В., Уотила П. Новые для Карелии виды сосудистых растений из коллекции Ботанического музея Хельсинского университета (Финляндия) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 91—94.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Кучеров И. Б., Милевская С. Н., Тихомиров А. А. Сосудистые растения заповедника «Кивач» // Флора и фауна заповедников. М., 2000. Вып. 84. 112 с.

Кучеров И. Б., Сенников А. Н. Новые уточнения и дополнения к флоре заповедника «Кивач» (Карелия) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 44—45.

Мосякин С. Л. Род *Chenopodium* — Марь // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 27—44.

Попов В. И. О новых и редких для Северо-Западной России видах адвентивных растений, найденных в Санкт-Петербурге // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 139—147.

Раменская М. Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск, 1960. 485 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.

Соколов Д. Д. Новые и редкие виды для флоры Мурманской области и Карелии // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1994. Т. 99. Вып. 1. С. 96—100.

Соколов Д. Д., Голуб В. Б. Флористические находки на побережье Онежского залива Белого моря (Prov. Arkhangelsk, Republic of Karelia) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1998. Т. 103. Вып. 2. С. 64—65.

Сотников А. В. Новые виды во флоре Орловской области // Формирование растительного покрова на урбанизированных территориях: Тез. докл. Междунар. конф. Великий Новгород, 2000. С. 91.

Цвелёв Н. Н. Сем. *Poaceae* (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117—368.

Цвелёв Н. Н. Сем. *Cucurbitaceae* Juss. — Тыквенные // Флора Восточной Европы. СПб, 1996. Т 9. С. 216—225.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Fagerström L., Luther H. Ruderatväxter från Petroskoi bangård sommaren 1943 // Memor. Soc. Fauna Flora Fennica. 1945. T. 21. S. 142—150.

Heikkilä U., Uotila P., Kravchenko A Threatened vascular plants on the northwestern shore of Lake Ladoga // Norrlinia. 1999. T. 7. P. 41—68.

Hulkkonen O. Valamon kasvista // Luonnon Ystävä. 1925. T. 29. S. 121—124.

Hultén E. Atlas över växternas utbredning i Norden. Stockholm, 1971 LVI + 531 s.

Jalas J Kylien Raskistosta Repolan piirikunnassa Lansi-Pomorian (Kpoc) luonaiskolkassa // Acta Soc. Fauna Flora Fennica. 1948. T. 66. N 3. 58 s.

Linkola K. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in der Gegenden nördlich vom Ladogasee. II. Spezieller Teil // Acta Soc. Fauna Flora Fennica. 1921. T. 45. N 2. 491 s.

Marklund G Mentha gentilis-komplexet och *M. dalmatica* i Öst-fennoskandien // Memor. Soc. Fauna Flora Fennica. 1963. T 38. S. 2—18.

Räsänen V. Kurkijoen ja sen naapuripitäjien putkilokasvisto // Kuopion Luonnon Ystäväin Yhdistyksen julkaisuja. 1944. Sarja B. T. 2. N 2. 117 s.

Red Data book of East Fennoscandia. Helsinki, 1998. 351 p.

Repo R. Äänislinnan (Kol) satunnaiskasveja // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot Fennicae «Vanamo». 1943. T. 18. N 4. S. 16—19.

Repo R. Haivaintoja antropokorikasvien esiintymisesta Etelä-Aunuksessa v. 1941—1944 // Arch Soc. Zool.-Bot Fennicae «Vanamo». 1949 T. 3. S. 59—77

Saarisalo-Taubert A. A study of hybridisation in *Centaurea*, section *Jacea*, in Eastern Fennoscandia // Ann. Bot. Fennici. 1966. T. 3. N 1. P. 86—95.

Sparre B. Antechningar om floram på halvön Arsenavolok i Fjärrkarelen // Memor. Soc. Fauna Flora Fennica. 1945. T. 20. S 17—23.

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu R. Legumes of Northern Eurasia. Kew, 1996. 724 p

SUMMARY

Data on 45 new and 33 rare to Karelia vascular plant species, discovered in the town of Petrozavodsk, are presented.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47+57):58

© Н. А. Скабичевская,[1] Н. И. Стрельникова[2]

ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА ПАВЛОВИЧА СКАБИЧЕВСКОГО (1904—1990)

N. A. SKABICHEVSKAYA, N. I. STRELNIKOVA.
IN MEMORIAM: ALEXANDR PAVLOVICH SKABICHEVSKY (1904—1990)

[1] Новосибирский филиал Института водных и экологических проблем
[2] С.-Петербургский государственный университет

Поступила 18 06 2002
Окончательный вариант получен 22.01.2003

Александр Павлович Скабичевский — один из крупнейших отечественных альгологов 60—70-х годов XX столетия — бóльшую часть жизни посвятил изучению водорослей Сибири и создал альгологическую школу Сибири.

А. П. Скабичевский родился 23 ноября 1904 г. в с. Большое Парголово С.-Петербургской губернии в семье учителя. Детство его прошло на Урале и в Сибири в г. Змеиногорске, где и окончил в 1924 г. школу. От своего отца он впервые услышал о Байкале, сибирском море, и влюбился в него на всю жизнь. Для того чтобы поступить в Иркутский университет, ему пришлось в течение года работать учителем начальной школы в с. Александровском Рубцовского р-на Алтайского края. С 1925 по 1929 г. А. П. Скабичевский — студент педагогического факультета Иркутского университета.

Научную работу Александр Павлович начал еще будучи студентом. Первая работа А. П. Скабичевского «К биологии *Melosira baicalensis* (C. Meyer) Wisl.» была доложена на заседании Совета Биолого-географического института в 1928 г., а в 1929 г. напечатана в «Русском гидробиологическом журнале». Работа под руководством альголога, профессора В. Н. Яснитского определила его научные и жизненные интересы. Отныне все его работы направлены на изучение жизни пресных вод, фитопланктона и фитобентоса. По окончании университета он 2 года работал преподавателем в Алтайском крае: сначала в школе в г. Рубцовске, а позднее — в Кожевенном техникуме в г. Барнауле. Летом 1932 г. был приглашен Иркутским биолого-географическим научно-исследовательским институтом при Иркутском университете для работы в Северобайкальской экспедиции в качестве гидробиолога. В 1932 г. А. П. перешел на постоянную работу в этот институт в качестве младшего научного сотрудника гидробиологического отдела. Одновременно с этим он получил место ассистента в Иркутском медицинском институте на кафедре общей биологии. Байкальские материалы легли в основу его кандидатской диссертации «Наблюдения над планктоном Баргузинского залива озера

Байкал», которую А. П. Скабичевский защитил в 1936 г. в Иркутске, докторскую диссертацию «Планктонные диатомеи пресных вод СССР (систематика, экология, распространение)» — в 1946 г. в Москве. Его оппонентами были профессора К. И. Мейер, Л. И. Курсанов и В. И. Миллер.

В 1936—1937 гг. было решено провести полное изучение планктона Байкала на основании материалов Биолого-географического института и Байкальской биологической станции. Изучение фитопланктона было поручено В. Н. Яснитскому и А. П. Скабичевскому, а зоопланктона — проф. Марковскому (Киев). Работа по фитопланктону была выполнена, но опубликована лишь в 1957 г. в соавторстве с В. Н. Яснитским.

В 1938 г. Александр Павлович стал заведующим кафедрой биологии Омского медицинского института. Основным направлением научной работы в медицинском институте было исследование близлежащих водоемов в санитарно-гигиенических целях, изучение важнейших источников водоснабжения г. Омска и Омской обл. (р. Иртыш и ее притоки, реки Омь, Ишим, Тара, Туй и другие и стоячие водоемы — пруды, озера, поймы рек). Детально изучались фито- и зоопланктон, фито- и зообентос. Кроме санитарной гидробиологии на кафедре разрабатывались вопросы медицинской паразитологии.

А. П. Скабичевский ведет обширную педагогическую работу. Чтение курса «Общей биологии» в медицинском институте не позволяло замыкаться в узкие рамки какой-либо области альгологии, но заставляло глубоко вникать в различные вопросы биологии — генетики, эволюционного учения, возникновения и развития жизни и т. п. Педагогическая работа не может ограничиваться лишь академическими занятиями, она всегда связана с воспитанием студентов, с руководством студенческих научных обществ и кружков. И хотя она отнимала много времени, мешала научной работе, но всегда приносила большое удовлетворение, когда Александр Павлович как экзаменатор ощущал плоды своего труда в виде хорошо продуманных, методологически выдержанных ответов студентов. Все ассистенты и доценты кафедры были заботливо «выращены» А. П. Скабичевским в студенческих кружках, подготовлены на кафедре. Все его аспиранты защитили кандидатские диссертации, а некоторые — и докторские. Всего под руководством А. П. защитилось 19 человек.

В последние годы А. П. работал в качестве консультанта в Центральном сибирском ботаническом саду АН и занимался планктонными водорослями Байкала.

Александр Павлович был очень тщательным, внимательным, добросовестным исследователем, добрым отзывчивым учителем, очень смелым и честным человеком. Умер он 5 мая 1990 г. и похоронен в Новосибирске. Память о нем будет жить в сердцах учеников, его близких и всех, кто с ним хоть раз имел дело.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. П. СКАБИЧЕВСКОГО

1929. К биологии *Melosira baicalensis* (C. Meyer) Wisl. // Русский гидробиологический журнал. Т. VII. № 1. С. 93—114.

1931. О новых зеленых водорослях из оз. Байкал // Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутском ун-те. Т. VI. № 4. С. 69—76.

1935. О распространении донной растительности в губах Аяя, Фролиха и Лаканда на Байкале // Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутском ун-те. Т. VI. № 2—4. С. 103—115.

Наблюдения над планктоном Баргузинского залива оз. Байкал в летний период 1932 и 1933 гг. // Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутском ун-те. Т. VI. № 2—4. С. 182—254.

1936. Заметки по альгологии Байкала // Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутском ун-те. Т. VII. № 1—2. С. 32—41.

Новые и интересные диатомовые водоросли из Северного Байкала // Бот. журн. СССР. Т. 21. № 6. С. 707—722.

1937. К вопросу о половом процессе у *Tetraspora cylindrica* C. Meyer // Бот. журн. СССР. Т. 22. № 6. С. 546—553.

1939. Об объеме понятий «планктон» и «планктонный организм» // Советская ботаника. № 4. С. 23—33.

1942. Материалы по водорослям оз. Духового // Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутском ун-те. Т. 9. № 1. С. 9—72.

1945. О виде водорослей и подчиненных ему категориях // Сб. тез. и автореф. науч. конф. Омского мед. ин-та. С. 11—12.

1946. В. Н. Яснитский (некролог) // Советская ботаника. Т. 14. № 5. С. 349—350.

1948. О парении растительных планктонных организмов // ДАН СССР. Т. 59. № 4. С. 759—761.

О парении неподвижных планктонных водорослей // Усп. совр. биол. Т. 6. № 1. С. 615—618.

[Рец.]. Бляхер. Курс общей биологии с зоологией и паразитологией // Зоолог. журн. Т. 27. № 4. С. 383—384.

1949. О значении индивидуальных и видовых признаков во внутривидовых и межвидовых отношениях // Сб. тр. V науч. конф. Омских вузов и науч. учрежд. Омск. С. 340—342.

О некоторых вопросах планктонологии // Бот. журн. Т. 35. № 1. С. 87—91.

1950. [Рец.]. Есырева В. Н. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до Горького. Ученые записки Московского университета. Тр. Ботан. сада, 5, 1945, М. // Бот. журн. Т. 31. № 1. С. 87—91.

Влияние продолжительности суточного освещения на развитие планктонных водорослей // ДАН СССР. Новая серия. Т. 72. № 1. С. 141—144.

(Критический обзор). Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Монография пресноводных и наземных *Cyanophyceae*, обнаруженных в пределах СССР. Общая часть, 1936; Специальная часть, вып. 1, 1938; Специальная часть, вып. 2, 1949. Изд. АН СССР // Бот. журн. Т. 35. № 4. С. 399—404.

О развитии *Melosira ambigua* в планктоне р. Иртыш // Тр. Омского мед. ин-та. Сб. № 9. С. 105—110.

1951. (Критический обзор). Диатомовый анализ. Составители: А. П. Жузе, И. А. Киселев, [В. С. Порецкий], М. М. Забелина, А. И. Прошкина-Лавренко, В. С. Шешукова. Редактор А. И. Прошкина-Лавренко. Гос. изд-во геол. лит., 1949—1950, 875 страниц, 218 таблиц-рисунков. (Рецензия) // Усп. совр. биол. Т. 32. № 2. С. 303—308.

1952. Сезонные изменения планктона р. Иртыш у г. Омска // Тр. Омского мед. ин-та Сб. № 18. С. 73—82.

К систематике байкальских диатомей // Бот. матер. Отдела споровых растений. БИН АН СССР. Т. 8. С. 36—42.

1953. [Рец.]. О флоре водорослей СССР. Е. К. Косинская. Мезотениевые и Гонатозиговые водоросли. Флора споровых растений (рецензия) // Природа. № 10. С. 125—126.

Об образовании спор у *Melosira islandica* O. Müller // ДАН СССР. Т. 92. № 3. С. 671—674.

Проблема возникновения жизни на земле и теория Опарина // Вопросы философии. Т. 2. С. 150—155.

О фитопланктоне и кремнеземках оз. Фролихи (Забайкалье) // Тр. Иркутского ун-та. Т. 7. Вып. 1—2. С. 145—152.

1954. О залежах планктонных водорослей в грунтах р. Иртыш // ДАН СССР. Т. 96. № 4. С. 861—864.

Фитопланктон Селенгинского района оз. Байкал // Тр. Байкальской лимнологической станции АН СССР. Вып. 14. С. 177—189.

1955. О новом виде из рода *Diatoma* D. C. // Бот. матер. Отд. спор. раст. БИН АН СССР Т. 10. С. 42—44.

Санитарное состояние Омского затона Нижне-Иртышского госпароходства на основании гидробиологических исследований // Науч. конф., посвящ. 80-летию со дня рождения М. И. Калинина и 35-летию существования института. 28—29 декабря 1995. Сб. автореф. и тез. Омск. С. 129—130.

1956. Неотложные задачи прудового водоснабжения Западной Сибири // Тр. Омского мед. ин-та. Сб. № 19. С. 3—9.

По поводу некоторых понятий планктонологии // Тр. Омского мед. ин-та. Сб. № 19. С. 59—80.

Фитопланктон Иртыша и влияние на него стоков г. Омска // Тр. Омского мед. ин-та. Сб. № 20. С. 191—192.

Планктон р. Иртыш у Омска по материалам 1953—1955 гг. // Совещ. по биол. основам рыбного хозяйства. Томский гос. ун-т. С. 72—74. (Совместно с Г. С. Иваньковой).

Об осеннем планктоне оз. Салтаим (Западная Сибирь) // Тр. Томского гос. ун-та. Т. 172. С. 73—76.

1957. Фитопланктон // Санитарная характеристика реки Иртыш в районе г. Омска по данным физико-химических, бактериологических и биологических исследований. Омский медицинский институт им. М. И. Калинина. Омск. С. 64—105. (Совместная с Е. Ф. Васильевым, Г. С. Иваньковой, Л. М. Масловым и др.).

Об изменении фитопланктона р. Иртыш от Зайсана до Омска // Тр. Томского гос. ун-та. Вып. 3. С. 31—33.

Фитопланктон оз. Байкал // Тр. Байкальской лимнологической станции АН СССР. Т. 15. С. 212—261. (Совместно с В. Н. Яснитским).

1958. Происходят ли растительные флагелляты от ризопод? // Тез. докл. XII отчетн. науч. сессии Зап.-Сиб. филиала АН СССР. Новосибирск. С. 147—149.

1959. Некоторые итоги санитарно-биологических исследований р. Иртыш и связанных с ним водоемов // Тр. Омского мед. ин-та. Сб. № 25. С. 85—96.

Изменчивость диатомовых водорослей в чистой культуре // Бот. матер. отдела споровых растений БИН АН СССР. Т. 12. С. 46—57.

О новом планктонном организме из р. Иртыш // Там же. С. 57—60.

Об основной борьбе за существование при видообразовании по Ч. Дарвину // Докл. совещ. по общ. вопросам биологии, посвящ. столетию дарвинизма. Томск. С. 67—70.

Естественный отбор и проблема возникновения жизни // Там же. С. 71—74.

Изменение биологического режима р. Иртыш под влиянием стоков г. Омска // Вопросы рыбного хозяйства Зап. Сибири. Матер. пленума Зап.-Сибирск. отделения ихтиологической комиссии АН СССР. С. 32—33. (Совместно с Л. Д. Чистяковым и Г. С. Иваньковой).

1960. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. Систематика, экология, распространение. Изд-во МГУ. 349 с.

1961. К вопросу о филогенезе окрашенных флагеллят и некоторых других близких им организмов // Тр. Омского медин-та. № 32. С. 155—164.

1962. [Рец.]. Е. К. Косинская. Десмидиевые водоросли. Флора споровых растений СССР, V. Конъюгаты или сцеплянки // Бот. журн. Т. 47. № 2. С. 282—288.

Внутривидовые отношения и их значение в видообразовании по Ч. Дарвину // Проблема внутривидовых отношений организмов. Томский ун-т. Томск. С. 176—178.

1963. Физико-географический очерк рек Тары и Шиша // Тр. Омского мед. ин-та. № 37. С. 6—11.

Фитопланктон рек Тары и Шиша // Там же. С. 43—61.

Гидробиологическая характеристика оз. Чередового Омской области // Там же. С. 185—190. (Совместно с Е. Г. Чечуро и Б. Р. Брускиным).

Водоросли р. Иртыш и его бассейна // Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. Тр. Томского ун-та. № 152. С. 69—103. (Совместно с Г. П. Андреевым, М. А. Чернявской, Г. И. Горячевой и Л. Д. Чистяковым).

Новый вид рода *Melosira* Ag. Западной Сибири // Бот. матер. Отд. споровых растений. БИН АН СССР. Т. 16. С. 32—35.

[Рец.]. О. М. Кожова. Систематический список планктонных водорослей оз. Байкал и некоторые данные по биологии их массовых форм. Изв. СО АН СССР, сер. биол., 10, 1959 // Бот. журн. Т. 48. С. 461—464.

Ф. Энгельс о сущности жизни и новые данные о химии белков // Тр. Омского мед. ин-та. № 44. С. 119—128.

Фитопланктон некоторых озер северной части Омской области // Там же. № 48. С. 60—68.

Водоросли некоторых водоемов окрестностей Иркутска // Исследования по микрофлоре и зоопланктону Байкала. Тр. Лимнологического ин-та СО АН СССР. Т. II (XXII). Ч. 2. С. 48—62.

1964. Краткий обзор изученности растительности и флоры водорослей реки Иртыш // Грибы и водоросли Западной Сибири. Ч. 1. Новосибирск. С. 9—12. (Совместно с Г. П. Андреевым).

[Рец.]. Ботанические материалы отдела споровых растений. Том XV. Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР. Изд. АН СССР. М.; Л.: 1962. 1—188 // Бот. журн. Т. 49. № 8. С. 1218—1219.

1965. Фитопланктон некоторых правых притоков Иртыша // Гигиена водоемов, водоснабжения, атмосферного воздуха и планировки населенных мест. Омский мед. ин-т. Науч. тр. № 61. С. 14—24.

Новый род из *Cladophoraceae* // Новости сист. низш. раст. 1965. М.; Л. С. 41—44. (Совместно с К. И. Мейером).

О некоторых водорослях семейства *Cladophoraceae* из Байкала // Там же. С. 44—50.

1966. О фитопланктоне реки Тобол // Гигиена воды, водоснабжения, воздуха, планировки и очистки населенных мест. Тр. Омского мед. ин-та. № 69. С. 48—50.

О распределении донной растительности Байкала в окрестностях Больших Котов // Бюлл. Московск. общ-ва испыт. природы. Т. 71. Вып. 6. С. 108—119.

[Рец.]. Экология и физиология синезеленых водорослей. Изд-во «Наука». 1965. С. 1—272 // Гидробиологический журн. Т. 3. № 9. С. 1—93.

О систематическом положении *Melosira ambigua* (Grun.) O. Mull. и ее новой формы // Новости систем. низш. раст. М.; Л. С. 46—51.

Исследования профессора К. И. Мейера растительности и флоры водорослей Байкала // Бюлл. Московск. общ-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 71. Вып. 2. С. 17—27.

1967. Новые и редкие протококковые водоросли // Новости систем. низш. раст. М.; Л. С. 76—82.

О новом виде из рода *Cyclotella* Kütz. (*Bacillariophyta*) // Там же. С. 52—53.

О летнем фитопланктоне нижнего течения р. Таза и Тазовской губы // Тр. Омского мед. ин-та. № 77. С. 22—26.

1968. О распределении донной растительности Байкала // ДАН СССР. Т. 181. № 3. С. 723—726. (Совместно с Г. И. Поповской).

1969. Основные черты распределения донных водорослей Байкала // Тез. докл. II совещ. по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Ч. II. СО АН СССР. Лимнологич. ин-т. С. 17—18.

1970. К морфологии и систематике *Melosira baicalensis* (C. Meyer) Wisl. // Новости систем. низш. раст. М.; Л. Т. 7. С. 7—12. (Совместно с Г. И. Поповской).

К морфологии *Chaetocladiella pumila* (C. Meyer) C. Meyer et Skabitsch. (*Chlorophyceae*, *Cladophoraceae*) // Новости систем. низш. раст. М.; Л. Т. 7. С. 27—32.

1971. Новый подвид *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs. // Растительные богатства Сибири. Новосибирск. С. 272—276. (Совместно с Г. И. Поповской).

1973. О некоторых популяциях стефанодискуса звездчатого (*Stephanodiscus astreae* (Ehr.) Grun.) // Бюлл. Московск. общ-ва испыт. природы. Отдел. биол. Т. 58. Вып. 2. С. 134—141.

1974. Популяции *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust. в Новосибирском водохранилище // Водные и наземные сообщества низш. раст. Сибири. Центр. сиб. бот. сад. Наука. СО АН СССР. С. 115—121.

О популяционном принципе исследования пресноводных водорослей // Тез. докл. матер. республиканской конф. по микробиологии, альгологии и микологии. Изд-во АН УзбССР, Ташкент. С. 84—86.

Внутривидовая эволюция низших водорослей и вопросы таксономии // Проблемы филогении низших растений. М.: Наука. С. 7—19.

Об истинном авторстве таксонов водорослей, описанных в работе B. W. Skvortzow and K. I. Meyer. A contribution to the Diatoms of Baical lake «Proceedings of the Sungaree River Biological station», 1928. Vol. 1. N 5 // Бюлл. Московск. общ-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 79. № 1. С. 152—156.

Условия формирования речного фитопланктона // Водные и наземные сообщества низших растений Сибири. Новосибирск: Наука. С 3—14.

Популяции *Stephanopyxis dubius* (Fricke) Hust. в Новосибирском водохранилище // Там же. С. 115—121.

1975. Основные черты распределения донной (водорослевой) растительности Байкала и методы исследования ее продуктивности // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск: Наука. С. 102—107.

Новый род диатомовых водорослей *Stephanocyclus* Skobitsch. gen. nov. // Украинский бот. журн. Киев. Т. 32. № 2. С. 205—209.

1976. Экологическая и генетическая обусловленность эволюции низших водорослей Матер. V Моск. совещ. по филогении растений. Моск. общ-ва испыт. природы. М. Наука. С. 161—164.

Новые виды диатомовых водорослей из обрастаний сублиторали озера Байкал // Украинский бот. журн. Киев. Т. 33. № 3. С. 268—271.

1977. Водорослевые обрастания хетоморфы сублиторали восточного берега Байкала // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск: Наука. С. 121—132.

О происхождении и месте одношовных (*Monoraphineae*) в системе диатомовых (*Diatomee*) // Украинский бот. журн. Киев. Т. 34. № 1. С. 23—26.

Значение размеров, формы клеток и колониальности некоторых *Melosira* для планктонного образа жизни // Гидробиол. журн. Киев. Т. 13. Вып. 4. С. 5—13.

Особенности состава и систематических взаимоотношений водорослей Байкала // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Элементы биотического круговорота. Лимнол. ин-т СО АН СССР. С. 325—328.

1978. Флора и растительность // Проблемы Байкала. Тр. Лимнол. ин-та. СО АН СССР. Новосибирск: Наука. С. 146—157.

О некоторых ошибках в литературе по альгологии // Бюлл. Московск. общ-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 83. Вып. 5. С. 149—151.

1979. К истории изучения фитопланктона и донных водорослей Байкала // Бюлл. Московск. общ-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 84. Вып. 1. С. 118—123. (Совместно с К. К. Вотинцевым и Н. А. Флоренсовым).

1981. Вселение диатомовых водорослей в пресные воды // Бюлл. Московск. общ-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 86. Вып. 1. С. 115—125.

К систематике и номенклатуре некоторых диатомовых водорослей // Бюлл. Московск. общ-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 86. Вып. 4. С. 98—101.

1983. Новый вид диатомовой водоросли *Didymosphenia lineata* (*Bacillariophyta*) и ее изменчивость // Бот. журн. Т. 68. № 9. С. 1254—1260.

1984. Вопросы эволюции диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) и место в системе этого отдела рода *Eunotia* Ehr. // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск. С. 120—126.

Виды рода *Gomphonema* Ag. (*Bacillariophyta*) из оз. Байкал // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 21. С. 51—62.

1985. О двух видах рода *Gomphonema* Ag. (*Bacillariophyta*) из оз. Байкал // Бюлл. Московск. общ-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 90. Вып. 1. С. 92—103.

Донная растительность // Путь познания Байкала. С. 163—173.

1987. Материалы для диатомовой флоры озера Байкал // Новости сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 72—79.

УДК 58.007 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 6

© Ю. В. Науменко

ТАТЬЯНА АНДРЕЕВНА САФОНОВА

(к 70-летию со дня рождения)

Yu. V. NAUMENKO. TATYANA ANDREEVNA SAFONOVA (ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 301986
E-mail: root@botgard.nsk.su

Поступила 19.11.2002

В 2003 г. ведущему научному сотруднику Лаборатории низших растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, доктору биологических наук Татьяне Андреевне Сафоновой исполняется 70 лет.

Т. А. Сафонова — известный ученый биолог, неутомимый исследователь с широким кругом научных интересов, связанных с проблемами флористики, систематики, экологии, географии водорослей.

Татьяна Андреевна родилась 8 марта 1933 г. в г. Новосибирске в семье служащих. В 1950 г. после окончания школы поступила на факультет естествознания и химии в Красноярский государственный педагогический институт. Окончив в 1954 г. институт, Т. А. с 1954 по 1957 г. работала в Красноярске сначала лаборантом, а затем ассистентом кафедры ботаники родного института.

В 1957 г. при Лаборатории микробиологии Биологического института Западно-Сибирского филиала АН СССР был организован кабинет низших растений, который впоследствии вошел в состав Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР и был позднее реорганизован в Лабораторию низших растений. Организатором кабинета и лаборатории была доктор биологических наук Татьяна Григорьевна Попова. В 1957 г. к ней в аспирантуру поступила Т. А. Сафонова. В 1965 г. она защищает кандидатскую диссертацию на тему «Род *Trachelomonas* Ehr. (сем. *Euglenaceae*) во флоре водоемов Западной Сибири». Эвгленовые водоросли становятся своеобразной «первой любовью», интерес к ним Т. А. пронесла через все годы исследований мира водорослей. Если первые работы Т. А., посвященные пресноводным водорослям, проводились под руководством Т. Г. Поповой, то в выпуске «Флора споровых растений СССР», том 9, вып. 2 — Т. А. Сафонова выступает как равноправный соавтор своего учителя.

Т. А. внесла существенный вклад в систематику, морфологию и флористику. В докторской диссертации «Эвгленовые водоросли Западной Сибири (состав и особенности зонального распределения)» она выявила значительное число видов, которые не указывались для водоемов Сибири и бывшего СССР, ею описаны новые виды, разновидности и формы.

Альгологические и гидробиологические направления в научной деятельности Т. А. занимают большое место. При этом характерно, что систематические и флористические данные, с одной стороны, и гидробиологический подход к материалу — с другой, в определенных работах Т. А. очень тесно переплетаются и выгодно дополняют друг друга. Это серии работ по оз. Чаны, р. Катунь и оз. Телецкому.

Огромная работа выполняется Т. А. Сафоновой в области научного редактирования. Она член редколлегии журнала «Альгология», ответственный редактор ряда книг, сборников и статей.

Свою научную деятельность Т. А. совмещает с большой педагогической работой. Она руководила и руководит научной работой многих студентов и аспирантов.

Практически вся ее трудовая деятельность связана с Центральным сибирским ботаническим садом СО РАН, где ярко проявились ее организаторские способности в разные годы она являлась ученым секретарем института, заведовала Лабораторией низших растений и была заместителем директора по научной работе. Т. А. активно занималась общественной работой и в период с 1973 по 1979 г. трижды избиралась народным заседателем районного народного суда г. Новосибирска.

Успехи деятельности Т. А. Сафоновой высоко оценены научной общественностью. Она награждена медалью «Ветеран труда», почетными грамотами ЦСБС, президиума СО АН СССР и президиума АН СССР, ей присвоено звание «Заслуженный ветеран СО АН СССР».

Татьяна Андреевна Сафонова — ученый с мировым именем, отличается огромной эрудицией, целеустремленностью, она чрезвычайно требовательна к себе и другим, внимательна к людям, и поэтому пользуется заслуженным уважением и авторитетом.

Сотрудники Лаборатории низших растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН сердечно поздравляют Татьяну Андреевну Сафонову с ее юбилеем, желают ей крепкого здоровья и новых творческих успехов.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Т А. САФОНОВОЙ

1960. Трахеломонады в водоемах южной части западно-сибирской тайги // Первая конф. молодых ученых СО АН СССР 11—15 апреля 1960 г.: Тез. докл. Новосибирск. С. 139.

1961. О распространении эвгленовых водорослей в водоемах поймы среднего течения р. Оби и прилегающих участков тайги // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Вып. 7. Новосибирск. С. 261—270. (Совместно с Т. Г. Поповой).

Новые и редкие представители родов *Trachelomonas* Ehr. и *Strombomonas* Defl. из Томской области // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Вып. 7. Новосибирск. С. 271—278.

1962. *Trachelomonas calva* Conrad и близкий к нему *T. cincta* sp. nova в водоемах Томской области // Ботан. мат. отд. спор. раст. Л.; М. Т. 15. С. 67—70.

1963. Новые и интересные формы рода *Trachelomonas* Ehr. из Томской области // Ботан. мат. Отд. спор. раст. Л.; М. Т. 16. С. 27—31.

1964. Водоросли водоемов поймы нижнего течения р. Оби и прилегающих районов лесотундры // Водоросли и грибы Западной Сибири. Новосибирск. Ч. 1. С. 130—147.

1965. Род *Trachelomonas* Ehr. во флоре водорослей Западной Сибири // Водоросли и грибы Западной Сибири. Новосибирск. Ч. 2. С. 62—109.

Род *Trachelomonas* Ehr. (сем. *Euglenaceae*) во флоре водоемов Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 19 с.

1967. О внутренних пиреноидах рода *Trachelomonas* Ehr. (эвгленовые водоросли) // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. Т. 15. Вып. 3. С. 40—45.

1968. Некоторые наблюдения над строением хроматофоров рода *Trachelomonas* Ehr. (сем. *Euglenaceae*) // Матер. III Закавказ. конф. по споровым растениям. Тбилиси: Ин-т ботаники АН ГССР. С. 27—29.

1970. Некоторые редкие виды эвгленовых водорослей из водоемов Западной Сибири // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. Ч. 1 (3). С. 69—71.

1971. Новые для СССР и недостаточно описанные виды водорослей из водоемов Западной Сибири // Растительные богатства Сибири. Новосибирск. С. 268—271.

О некоторых спорных вопросах классификации эвгленовых водорослей // Узбекский биол. журн. № 4. С. 28—33. (Совместно с Т. Г. Поповой).

Альгофлора водоемов окрестностей Таймырского стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л. С. 116—129. (Совместно с В. И. Ермолаевым, Г. Д. Левадной).

1972. К распространению рода *Trachelomonas* Ehr. (эвгленовые водоросли) в водоемах поймы Оби // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск. С. 352—361.

Водоросли Оби и ее поймы // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. Ч. 2(4). С. 3—44. (Совместно с М. С. Куксн, Г. Д. Левадной, Т. Г. Поповой).

Диатомовые водоросли водоемов поймы нижнего течения Оби и прилегающих районов лесотундры // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. Ч. 2(4). С. 71—77. (Совместно с Г. Д. Левадной).

1973. Заметки по флоре водорослей малых водоемов Западной Сибири // Новости географии и систематики растений Сибири. Новосибирск. С. 95—98.

Современное состояние изученности распространения эвгленовых водорослей на территории СССР // Тез. докл. V делегатского съезда ВБО. Киев: АН СССР, АН УССР. С. 317. (Совместно с Т. Г. Поповой).

Водорослевое население озер Янтык и Тахтым // Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск. С. 49—68. (Совместно с В. И. Ермолаевым).

О некоторых редких и новых для СССР эвгленовых водорослях // Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск. С. 76—78.

1974. Водоросли рода *Dinobryon* Ehr. (*Chrysophyta*) из водоемов Таймыра // Бот. журн. Т. 59. № 4. С. 556—560. (Совместно с В. И. Ермолаевым).

Эвгленовые водоросли водоемов Средней Азии // Тез. докл. V конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Ч. 2. Ашхабад: Ин-т ботаники АН ТССР. С. 304—306. (Совместно с Т. Г. Поповой).

Распространение эвгленовых водорослей на территории СССР // Водные и наземные сообщества низших растений Сибири. Новосибирск. С. 28—115. (Совместно с Т. Г. Поповой).

1975. Распространение эвгленовых водорослей на территории СССР // Тез. докл., представленных XII Междунар. ботан. конгрессу. (3—10 июля 1975 г.). Л.: Наука. С. 56. (Совместно с Т. Г. Поповой).

1976. Эвгленовые водоросли // Флора споровых растений СССР. Л. Т. 9. Вып. 2. 288 с. (Совместно с Т. Г. Поповой).

1977. Отдел эвгленовые водоросли (*Euglenophyta*) // Жизнь растений. Т. 3. Водоросли и лишайники. М. С. 259—265.

Водоросли малых водоемов юго-восточного Васюганья // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск. С. 86—105.

Эвгленовые водоросли // Фундаментальные исследования. Биологические науки. Новосибирск. С. 68—70. (Совместно с Т. Г. Поповой).

Альгофлора озер Янтык и Тахтым // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск. С. 106—120. (Совместно с В. И. Ермолаевым).

1978. Эвгленовые водоросли в горных водоемах азиатской части СССР // Матер. VI конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана (Душанбе, сентябрь 1978 г.). Душанбе: Дониш. С. 95.

Эвгленовые водоросли Ояшинских прудов // Систематика и география растений Сибири. Новосибирск. С. 132—141. (Совместно с Е. Я. Андросовой).

1980. Водоросли болот Барабо-Кулундинской озерной области // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М. 1980. С. 94—113.

1981. К флоре водорослей водоемов бассейна верхнего течения р. Кия (Кузнецкий Алатау) // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск. С. 4—16.

Эвгленовые водоросли в водоемах Севера СССР // Биологические проблемы Севера. IX симпозиум. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР.

1982. Эвгленовые водоросли (*Euglenophyta*) в водоемах Кузнецкого Алатау // Бот. журн. Т. 67. № 11. С. 1508—1513.

Эвгленовые водоросли (*Euglenophyta*) в водоемах Севера СССР // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР. С. 22—31.

1983. Родовой спектр водорослей — показатель особенностей альгофлоры // Матер. VI Закавказ. конф. по споровым растениям. Тбилиси: Ин-т ботаники АН ГССР. С. 35—36.

Современное состояние изученности альгофлоры Западной Сибири // Тез. докл. VII Делегат. съезда Всесоюз. ботан. общ-ва (Донецк, 11—14 мая 1983 г.). Л. С. 96.

Особенности альгофлоры водоемов системы оз. Чаны // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск. С. 74—76.

Водоросли водоемов системы оз. Чаны. Новосибирск. 152 с. (Совместно с В. И. Ермолаевым).

1984. Особенности состава водорослей — индикаторов загрязнения водоемов // Тез. докл. VII конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата: Ин-т ботаники АН КазССР. С. 272—273.

Флора водорослей, ее особенности и роль в биологической продукции водоемов Западной Сибири // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М. С. 108—117.

1986. Дополнение к составу эвгленовых водорослей водоемов Западной Сибири // Новое о флоре Сибири. Новосибирск. С. 5—11.

Водоросли рек Каргат и Чулым // Новое о флоре Сибири. Новосибирск. С. 31—41. (Совместно с Л. Н. Шишкиной).

Основные этапы изучения озера // Экология оз. Чаны. Новосибирск. С. 5—11. (Совместно с Б. Г. Иоганзеном, А. Г. Поползиным, Н. Н. Смирновой).

1987. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск. 192 с.

Особенности зонального распространения эвгленовых водорослей // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. (Черкассы, 23—25 сентября 1987 г.). Киев: Наукова думка. С. 76—77.

1988. Эвгленовые водоросли Западной Сибири (состав и особенности зонального распределения): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 32 с.

1989. Водоросли и высшие водные растения горных водоемов юга Западной Сибири // Поведение ртути и других тяжелых металлов в экосистемах. Аналитический обзор. Ч. 3. Новосибирск. С. 56—66.

Накопление ртути и других тяжелых металлов водорослями и водными растениями // Поведение ртути и других тяжелых металлов в экосистемах. Ч. 2. Новосибирск. С. 64—100.

1992. Фитопланктон реки Карасук. Новосибирск. 23 с. Деп. в ВИНИТИ 26.05.92. № 1761-В92. (Совместно с С. П. Шауло).

Водоросли р. Карасук — показатель санитарного состояния водоема // Эколого-экономические проблемы природопользования в Сибири. Тез. докл. и сообщений к Межреспуб. научн. конф. (Новосибирск, 3—5 февраля 1992 г.). Новосибирск: Новосибирский коммерческий ин-т. С. 91—92. (Совместно с С. П. Шауло).

Планктонные эвгленовые водоросли // Мониторинг фитопланктона. Новосибирск. С. 11—15.

1993. Флора Салаирского кряжа. Водоросли. Новосибирск. 61 с.

Особенности водорослевого населения оз. Убинское в связи с сартланской болезнью // Эколого-экономические основы безопасной жизнедеятельности. Матер. II Всерос. конф. 21—23 июня 1993 г. Ч. I. Новосибирск. С. 109—112. (Совместно с В. И. Ермолаевым).

Водоросли р. Катунь // Эколого-экономические основы безопасной жизнедеятельности. Матер. II Всерос. конф. 21—23 июня 1993 г. Ч. I. Новосибирск. С. 113— 115.

1994. Дополнение к альгофлоре р. Катунь (Горный Алтай). Новосибирск. 15 с. Деп. в ВИНИТИ 18.10.94. № 2379-В94.

1996. Водоросли р. Катунь (Горный Алтай, Россия). Разнообразие, таксономическая структура // Альгология. Т. 6. № 1. С. 42—48.

Материалы к альгофлоре водоемов системы р. Иртыш (Западная Сибирь, Россия). Новосибирск. 26 с. Деп. в ВИНИТИ 23.12.96. № 3745-В96.

1997. Водоросли реки Катунь (Горный Алтай, Россия). Эколого-ценотические особенности // Альгология. Т. 7. № 1. С. 10—17.

Водоросли горных водотоков юга Западной Сибири. Разнообразие и таксономическая структура // Сиб. экол. журн. Т. 4. № 1. С. 91—95.

Разнообразие и таксономическая структура альгоценозов водных экосистем бассейна р. Обь // Обской вестник. № 2—3. С. 69—73. (Совместно с Ю. В. Науменко, В. И. Ермолаевым).

Водоросли горных водотоков юга Западной Сибири // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири: Матер. межрегион. конф. Кемерово. С. 138—139.

1998. Материалы к изучению видового состава водорослей озера Телецкого (Горный Алтай, Россия) // Альгология. Т. 8. № 1. С. 3—10. (Совместно с Е. Ю. Митрофановой).

Татьяна Григорьевна Попова (к 100-летию со дня рождения) // Альгология. Т. 8. № 1. С. 109—111.

Памяти Татьяны Григорьевны Поповой (к 100-летию со дня рождения) // Сиб. эколог. журн. Т. 5. № 2. С. 123—125.

1999. Materials to study species composition of algae of Teletsky lake (Altai Mountains, Russia) // Intern. Journal on algae. Vol. 1. N 3. P. 52—60.

Разнообразие водорослей горных водоемов Западной Сибири // Особо охраняемые территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения водного разнообразия и генофонда: IV регион. науч.-практ. конф. 27—29 октября 1999 г. Барнаул. С. 198—200. (Совместно с О. В. Тульчинской).

2000. Водоросли, мхи и лишайники карбонатных экотопов степей Приольхонья // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. Междунар. конфер., посвященной 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 24—28 апреля 2000 г.). СПб. С. 366—368. (Совместно с Т. В. Макрый, С. Г. Казановским).

Зеленые водоросли (*Chlorophyta*) Алтайской горной страны // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. Междунар. конф., посвященной 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 24—28 апреля 2000 г.). СПб. С. 460—463.

2001. Водоросли аэролитофитона Прибайкалья (Россия) // Сиб. эколог. журн. Т. 8. № 4. С. 405—412.

Материалы к составу золотистых водорослей (*Chrysophyta*) фитопланктона Телецкого озера // Сиб. эколог. журн. Т. 8. № 4. С. 429—433. (Совместно с Е. Ю. Митрофановой).

Разнообразие альгофлоры водоемов Алтайской горной области // Современные проблемы гидробиологии Сибири: Тез. докл. Всерос. конф. (Томск, 14—16 ноября 2001 г.). Томск. С. 68—69.

2002. К изучению фитопланктона озера Телецкого (Горный Алтай, Россия) // Альгология. Т. 12. № 2. С. 242—249. (Совместно с Е. Ю. Митрофановой).

Синезеленые водоросли (*Cyanoprocaryota*) на каменистых субстратах Прибайкалья // *Turczaninowia*. Т. 5. Вып. 1. С. 68—75.

Водоросли водоемов черневой тайги, редкие для Алтайской горной страны // Особо охраняемые территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения водного разнообразия и генофонда: V регион. науч.-практ. конф. 18—19 октября 2002 г. Барнаул. С. 44—45.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 013.941:002.01:58

© Ч. Джеффри

A. N. Sennikov. Bibliographic catalogue of *Hieracium* and *Pilosella* names published by Finnish authors // Norrlinia. 2002. Vol. 9. P. 1—109. (*А. Н. Сенников.* Библиографический каталог названий *Hieracium* и *Pilosella*, обнародованных финскими авторами // Norrlinia. 2002. Т. 9. С. 1—109)

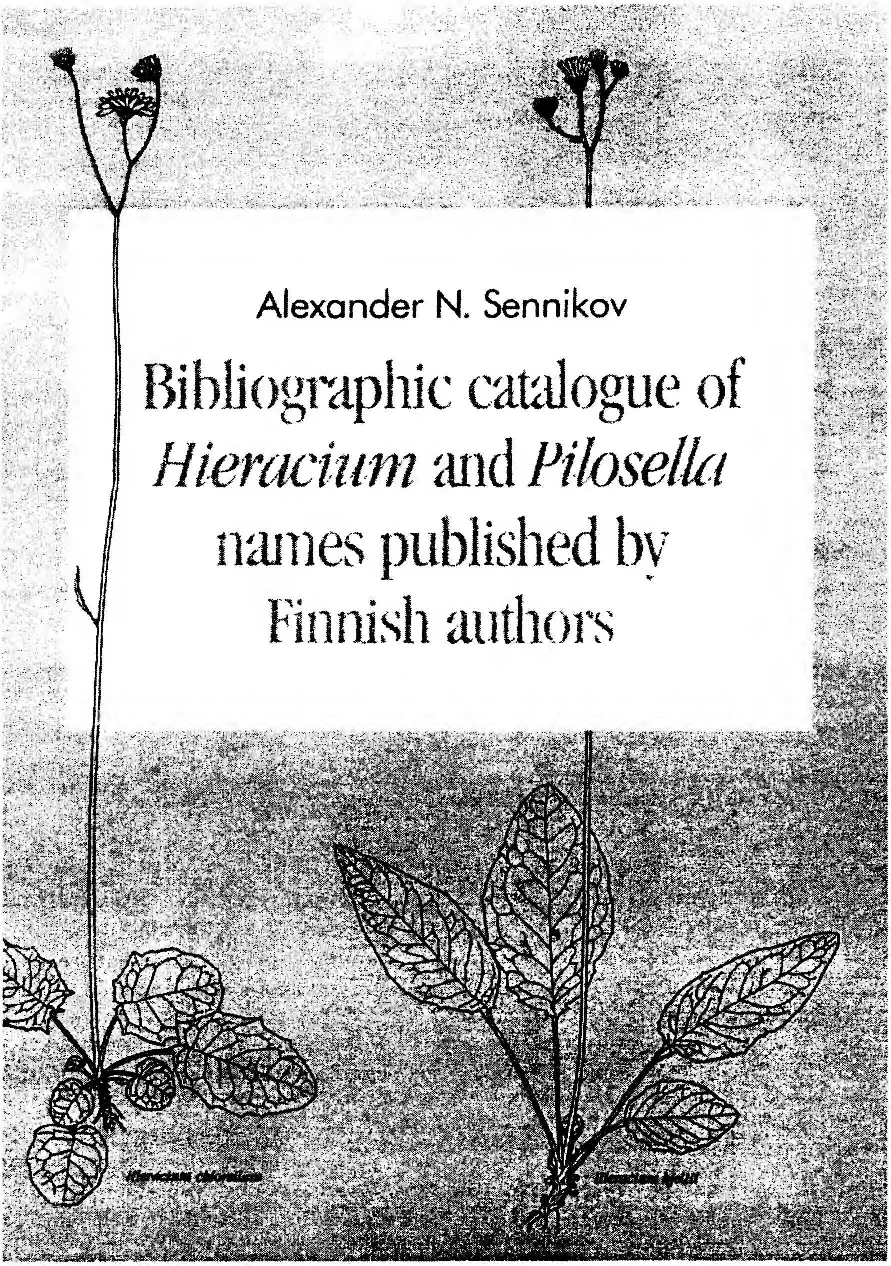
C. JEFFREY. *A. N. SENNIKOV.* BIBLIOGRAPHIC CATALOGUE OF *HIERACIUM* AND *PILOSELLA* NAMES PUBLISHED BY FINNISH AUTHORS //NORRLINIA. 2002. VOL. 9 P. 1—109

Ботанический институт им В. Л Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 17.12.2002

Некоторые таксоны по причине особенностей их систематики или интереса для садоводства привлекают внимание определенных специалистов-систематиков, а также нередко и любителей. Вследствие этого в систематике таких таксонов часто создаются своеобразные традиции и номенклатурные особенности, которыми она отличается от практики общей систематики. Примерами таких таксонов могут служить семейства *Cactaceae* и *Orchidaceae* и апомиктные роды *Rubus*, *Taraxacum* и *Hieracium*. Занимающиеся систематикой таких таксонов ботаники поэтому особенно нуждаются в руководствах по их систематике и номенклатуре для того, чтобы правильно понять относящееся к этим таксонам литературное наследие. Таким руководством является работа А. Н. Сенникова, которая представляет собой опыт установления места обнародования и номенклатурного статуса всех обнародованных финскими авторами видовых и внутривидовых названий, относящихся к родам *Hieracium* L. и *Pilosella* Hill.

Работа состоит из двух главных частей — введения и списка названий. Во введении дана краткая история таксономических исследований по этим родам ряда финских ботаников; особое внимание обращается на J. P. Norrlin и его школу и M. M. W. Brenner, а также обсуждаются некоторые особенности их номенклатурной практики и традиции. В список включены 3275 названий из 90 литературных источников; для каждого названия дается полное библиографическое цитирование. Автор установил, что около 100 видовых названий не включены в «Index Kewensis» и исправил цитирование многих других названий.

Качество работы такого рода, очевидно, зависит от точности применения автором статей Международного кодекса ботанической номенклатуры к рассматриваемым проблемам. Знания и аккуратность автора с этой точки зрения заслуживают высокой оценки. Однако следует обратить внимание читателей на имеющееся в тексте небольшое число номенклатурных неточностей, из которых следующие можно привести в качестве примеров (в цитатах курсив и жирный шрифт — авторские). Это Неправильная комбинация, которая, однако, не является незаконной. «***H. adunans*** subsp. ***coronarium*** (Brenner) Pekkarinen..........1927, comb. Illeg. (Art. 11.4) (Bas.: *H. coronarium* Brenner)». Автор считает комбинацию Pekkarinen незаконной по статье 11.4. В действительности эта комбинация является не незаконной (см. ст. 6.4), а неправильной (см. ст. 6.5 и 11.4). Иногда встречается неправильная орфография:



Alexander N. Sennikov

Bibliographic catalogue of *Hieracium* and *Pilosella* names published by Finnish authors

«***H. atrobulbosum*** (Norrl.) Norrl.». Эпитет *atrobulbosum* следует приводить как *atribulbosum* (ст. 60.8, совет 60G), так как этот эпитет не является ни псевдосложным словом, ни эпитетом, в котором выражается оттенок окраски. Следует отметить употребление «ex» вместо «in». «***H. ashebense*** Norrl. ex Liro..........1908, nom. nud.». Правильное цитирование должно быть «Norrl. in Liro», так как Liro не является автором, который действительно обнародовал это название (ст. 46), и цитирование «in Liro» считается лишь частью библиографического цитирования (ст. 46, примечание 1). Порой обнародование, а не само название, может быть недействительным. «***H. alpinum*** var ***genuinum*** W. D. J. Koch..........nom. inval. (Art. 24.3)». По ст. 32.1, это обнародование (publicatio) названия, которое может быть действительным (valida) или недействительным (invalida), не само название, которое может быть действительно обнародованным (rite publicatum) или недействительно обнародованным (non rite publicatum). Так как по ст. 24.3 название Koch не является действительно обнародованным, было бы лучше написать не «nom. inval.», а «nom. non rite public.».

Встречается название нового таксона, а не новое (заменяющее) название. «***H. borgoënse*** Brenner..........1904, nomen (Descr.: *H. hemidiaphanum* (Dahlst.) Brenner in Brenner 1895: 29 (descr. suec.))». Автор недостаточно ясно определяет номенклатурный статус названия *H. borgoënse* Brenner. На первый взгляд, оно является излишним по ст. 52.1 для *H. hemidiaphanum* (Dahlst.) Brenner 1895. Однако описание, которым валидизируется *H. borgoënse* (Brenner 1895), по-видимому, исключает тип названия *H. hemidiaphanum*, и поэтому *H. borgoënse* является действительно обнародованным и законным (см. ст. 33, примечание 2). Все было бы яснее, если бы автор написал следующее: «***H. borgoënse*** Brenner..........1904, nomen (Descr.: *H. hemidiaphanum* sensu Brenner 1895 (descr. suec.), quoad descr., non (Dahlst.) Brenner 1895, quoad typum)». Встает вопрос: используются альтернативные названия или нет? «***H. cateileum*** (Norrl.) Norrl. ....1912, comb. altern.» и «***H. dimorphoides*** subsp. ***cateileum*** Norrl. in Cajander..........1906. — Norrlin 1912 c: 42, nom. altern.». Автор рассматривает эти названия как альтернативные, хотя, строго говоря, они не являются альтернативными по ст. 34.2 по причине того, что они не были одновременно предложены автором (Norrlin) для одного и того же таксона. Тем не менее приходится согласиться с автором, что такие названия в двух рангах являются действительно обнародованными. Иногда излишняя комбинация является законной. «***H. caesium*** (Fr.) Fr..........1845, comb. illeg. superfl. (incl. *H. incisum* Hoppe) (Bas.: *H. vulgatum* subsp. *caesium* Fr.)». Хотя при обнародовании оно было излишним в номенклатурном отношении, название *H. caesium* (Fr.) Fr. не является незаконным, так как его базионим *H. vulgatum* subsp. *caesium* Fr. 1819 является законным (ст. 52.3) [на самом деле незаконное название не может быть базионимом (ст. 33.2), поэтому текст статьи МКБН нуждается здесь в улучшении]. При обнародовании название *H. caesium* было законным, но неправильным. Загадкой являются одновременно и действительно обнародованные омонимы. «***H. auricula*** subvar. ***stipitatum*** Naeg. et Peter........ ..1 : 190......1885, ad subsp. *auricula* (non *H. auricula* subvar. *stipitatum* Naeg. et Peter..........1 : 187. 1885, ad subsp. *melaneilema* Naeg. et Peter)». Эти два названия являются омонимами (ст. 53.3). По ст. 53.6, то из них, которое было принято в эффективно обнародованном тексте последующим автором, одновременно отвергнувшим другой омоним, рассматривается как имеющее приоритет. Автор рецензируемой работы не указывает, сделал ли кто-либо такой выбор, который определил бы статус названия *H. auricula* var. *stipitatum*, «базионимом» которого является *H. auricula* subvar. *stipitatum* Naeg. et Peter 1885, 1 : 190. Если этот омоним имеет приоритет, то название *H. auricula* var. *stipitatum* (Naeg. et Peter) Brenner является законным по ст. 52.3. Но если другой омоним имеет приоритет, то *H. auricula* var. *stipitatum* Brenner (с таким авторством) является излишним и незаконным.

Своей работой А. Н. Сенников несомненно заслуживает благодарность всех занимающихся систематикой этих сложных родов.

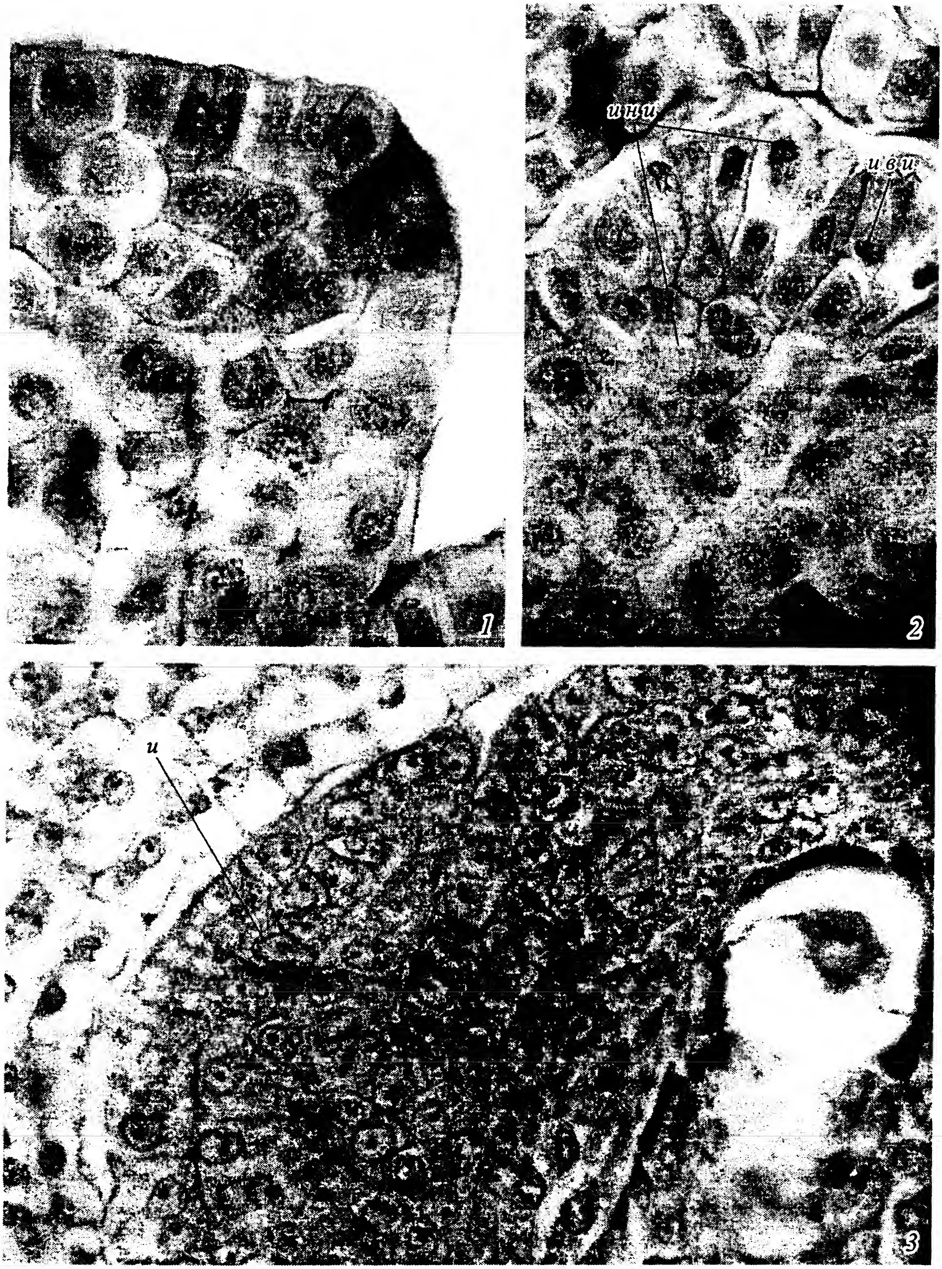


Таблица I. Ранние стадии развития интегумента.

1 — периклинальные деления клеток в субэпидермальном слое плаценты, инициирующие формирования примордия семязачатка; *2* — возникновение интегументов (внутреннего — из эпидермальных инициалей и наружного — из эпидермальных и субдермальных инициалей) у *Paeonia lactiflora*; *3* — единственный интегумент у *Ceratophyllum demersum*, образованный эпидермальными (верхняя часть) и субдермальными (нижняя часть) инициалями. *и* — интегумент, *и в и* — инициали внутреннего интегумента, *и н и* — инициали наружного интегумента.

Кс 8

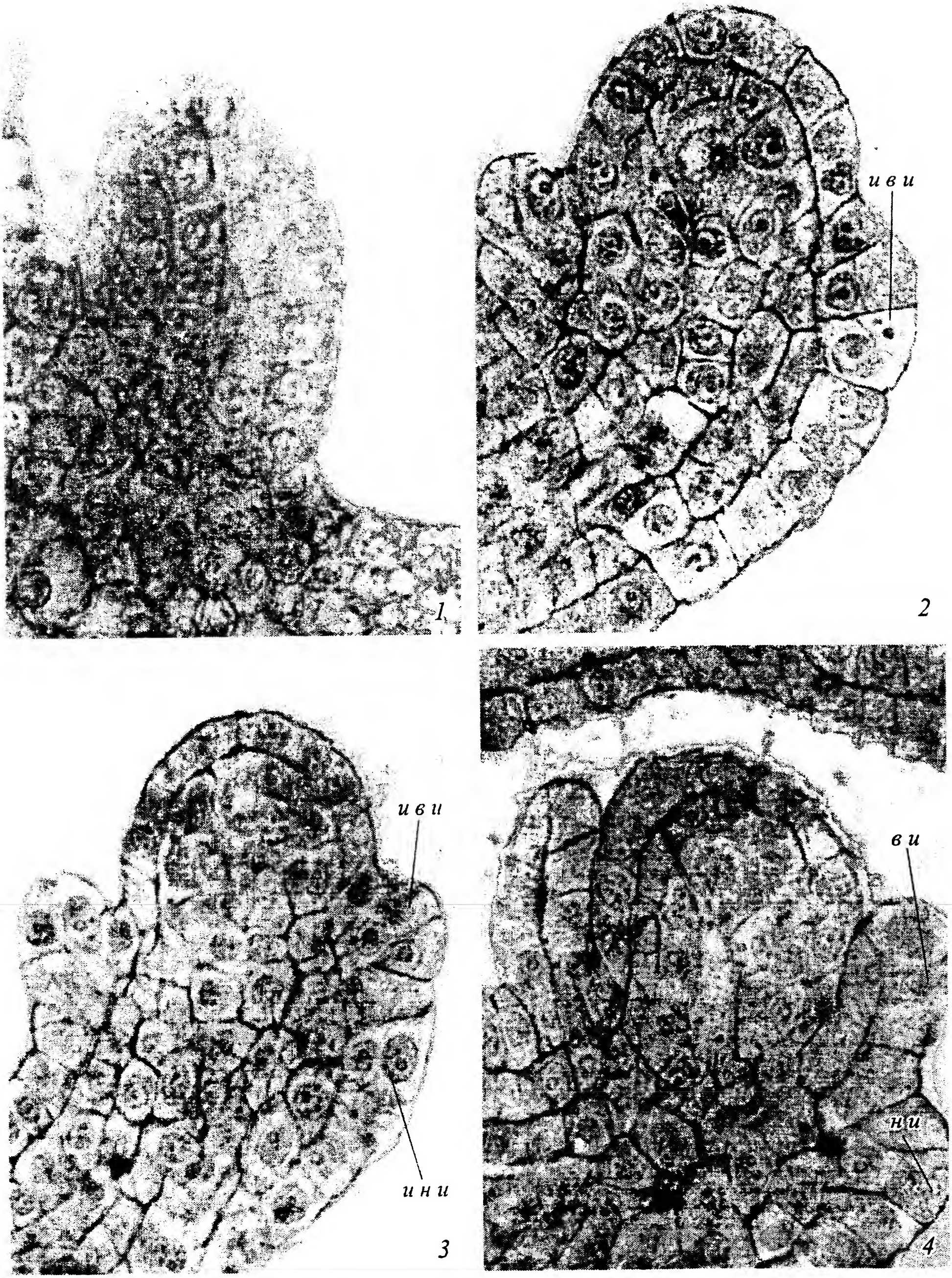


Таблица II Ранние стадии развития интегумента у *Nymphaea gigantea*.

в и — внутренний интегумент, *и в и* — инициали внутреннего интегумента, *и н и* — инициали наружного интегумента, *н и* — наружный интегумент.

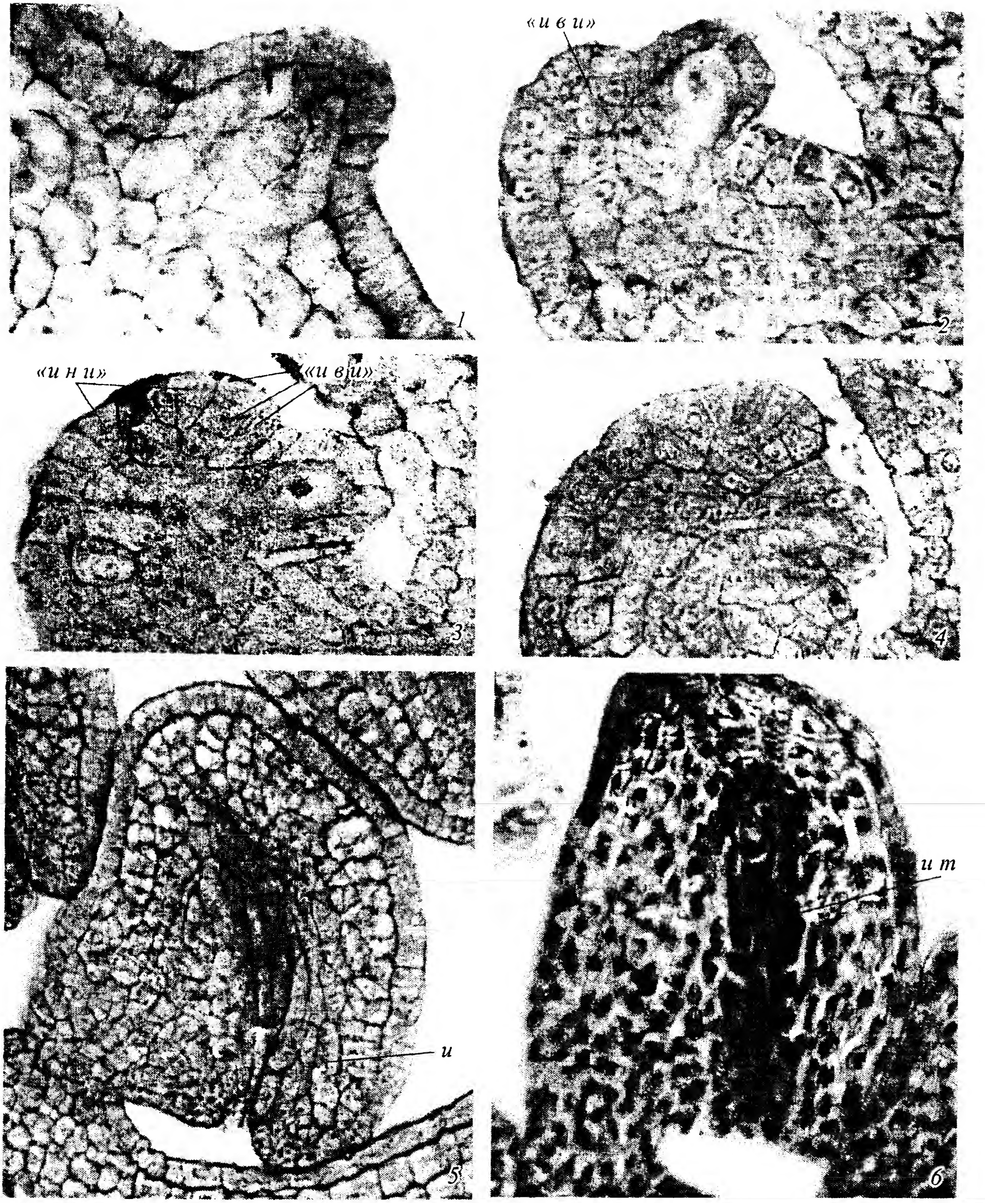


Таблица III Ранние стадии развития интегумента у *Gentiana cruciata* (*1, 6*) и *Swertia iberica* (*2–5*).

1 — антиклинальные деления в субэпидермальном слое и периклинальные деления клеток в третьем слое плаценты, инициирующие формирования примордия семязачатка. *2–4* — формирование единственного интегумента из общей инициальной зоны подобно тому, как возникают внутренний и наружный интегументы в битегмальном семязачатке; *5* — гетерогенное строение интегумента (наружная и внутренняя области, образованные различными инициалями); *6* — семязачаток на стадии функционирующей мегаспоры, начало дифференциации интегументального тапетума, клетки которого интенсивно окрашиваются на белки. *и* — интегумент, «*и в и*» — «инициали внутреннего интегумента», «*и н и*» — «инициали наружного интегумента». *и т* — интегументальный тапетум

К ст Л И. Абрамовой и др , с 34

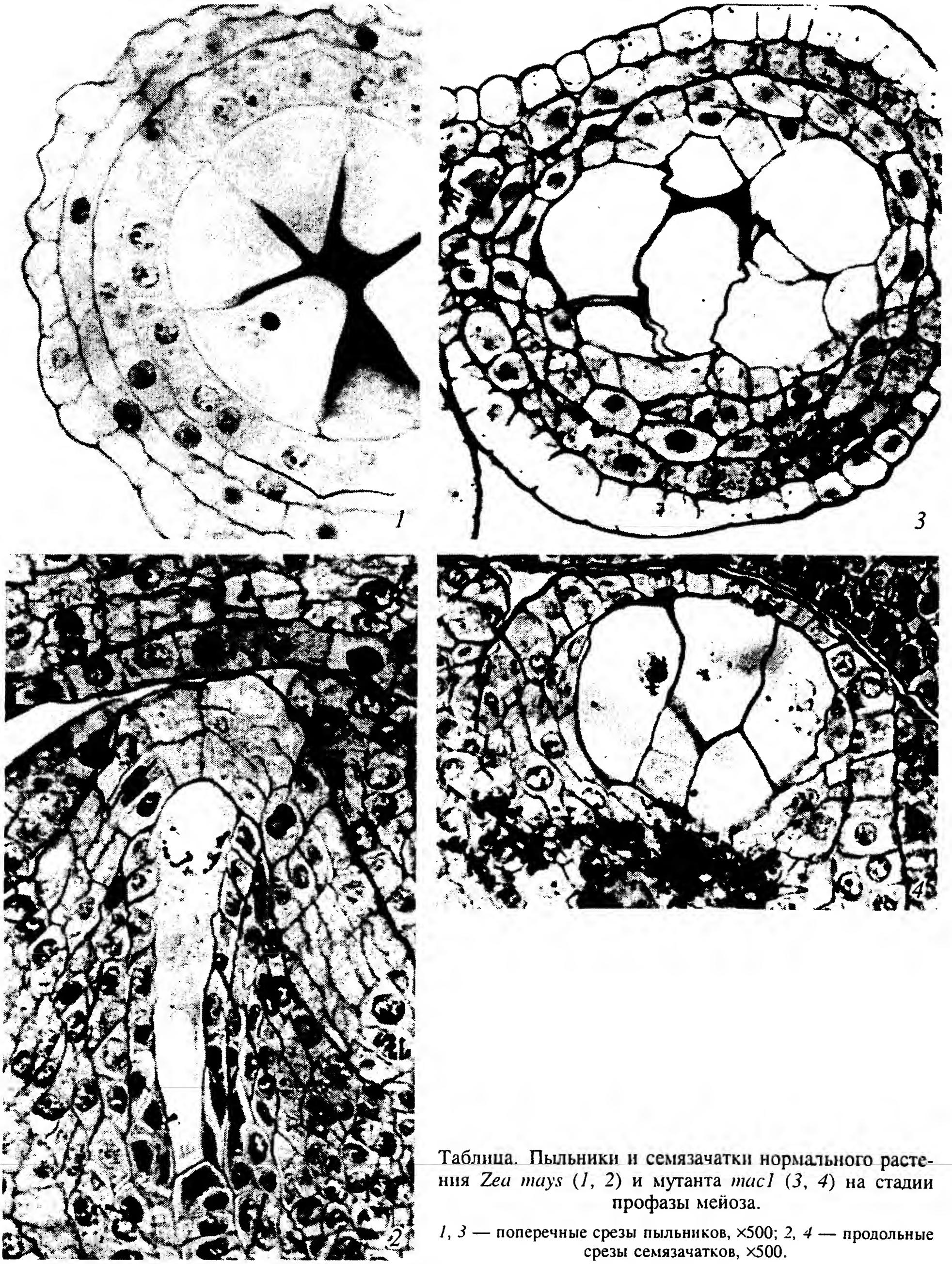


Таблица. Пыльники и семязачатки нормального растения *Zea mays* (*1*, *2*) и мутанта *mac1* (*3*, *4*) на стадии профазы мейоза.

1, *3* — поперечные срезы пыльников, ×500; *2*, *4* — продольные срезы семязачатков, ×500.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 6)

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

	Стр.
Pinus sect. *Pinaster* Endl. subsect. *Australes* Loud. **ser. Elliottiae** L. Orlova **ser. nov.**	89
Pinus sect. *Taeda* (Loud.) Spach **subsect. Clausae (E. Murr.) L. Orlova comb. et stat. nov.**	90
Pinus sect. *Patulia* E. Murr. **ser. Muricatae (E. Murr.) L. Orlova comb. et stat. nov.**	90
Pinus sect. *Patulia* E. Murr. **ser. Attenuatae (Burgh) L. Orlova comb. et stat. nov.**	90
Astragalus ergenensis Kamelin et Sytin **sp. nov.**	114
Astragalus sect. *Leucophysa* Bunge **subsect. Occidentalia** Kamelin et Sytin **subsect. nov.**	118
Hippocrepis L. **subgen. Emerus** (Mill.) D. D. Sokoloff **comb. nov.**	112
Coronilla L. **subgen. Securigera** (DC.) D. D. Sokoloff **comb. nov.**	112
Coronilla L. **subgen. Ballia** (Hrabětová) D. D Sokoloff **stat. nov.**	112
Gastrolychnis alexeenkoi Lazkov **sp. nov.**	120

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILIS

	Стр.
Lagenospermopteris Doweld **nom. nov.**	103
Lagenospermopteris Doweld ser. **Lagenospermopteris** Doweld **ser. nov.**	104
Lagenospermopteris obtusiloba (Brongn.) Doweld **comb. nov.**	104
Lagenospermopteris fastosa (Zalessky) Doweld **comb. nov.**	104
Lagenospermopteris trifoliata (Artis) Doweld **comb. nov.**	104
Lagenospermopteris trigonophylla (Behrend) Doweld **comb. nov.**	104
Lagenospermopteris vetula (van Amerom) Doweld **comb. nov.**	104
Lagenospermopteris **ser. Neuropteroidei** Doweld **ser. nov.**	104
Lagenospermopteris aldrichii (D. White) Doweld **comb. nov.**	104
Lagenospermopteris neuropteroides (Boulay) Doweld **comb. nov.**	104
Lagenospermopteris schumannii (Štúr) Doweld **comb. nov.**	104
Lagenospermopteris leonardii (P. Corsin) Doweld **comb. et stat. nov.**	104
Nudospermopteris Doweld **gen. nov.**	105
Nudospermopteris foliolata (Štúr) Doweld **comb. nov.**	105
Nudospermopteris michaeliana (Gothan) Doweld **comb. nov.**	105
Nudospermopteris sauveurii (Crépin) Doweld **comb. nov.**	105
Nudospermopteris sauveurii (Crépin) Doweld **f. grandipungens** (van Amerom) Doweld **comb. nov.**	105
Nudospermopteris straelenii (Stockmans et Willière) Doweld **comb. nov.**	105
Nudospermopteris grandis (G. Keller) Doweld **comb. et stat. nov.**	105
Nudospermopteris scribanii (van Amerom) Doweld **comb. nov.**	105
Nudospermopteris laxifolia (van Amerom) Doweld **comb. nov.**	105
Nudospermopteris striata (Gothan) Doweld **comb. nov.**	105
Nudospermopteris **subgen. Pseudonudospermopteris** Doweld **subgen. nov.**	106
Nudospermopteris hollandica (Gothan et Jongmans) Doweld **comb. nov.**	106
Nudospermopteris nummularia (Gutbier) Doweld **comb. nov.**	106
Nudospermopteris nummularia f. elongata (Gothan) Doweld **comb. nov.**	106
Nudospermopteris pulcherrima (Crepin ex Štúr) Doweld **comb. nov.**	106
Nudospermopteris rotundiloba (F. Němejc) Doweld **comb. nov.**	106

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2003. Vol. 88. N 6)

Page

Shamrov I. I. The integument of flowering plants: origin, differentiation, structure and functions 1

Abramova L. I., Avalkina N. A., Golubeva E. A., Golubovskaya I. N. Embryological abnormalities of development in the double mutants of *Zea mays* (*Poaceae*) 31

COMMUNICATIONS 36

Blinova I. V. The ontogenetic structure and population dynamics of *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) in different parts of the species distribution area 36

Bychenko T. M. Ontogenetic conditions of two rare species *Cypripedium macranthon* and *Calypso bulbosa* (*Orchidaceae*) in Baykal area 48

Alekseev A. S., Soroka A. R. Analysis of the long-term trends of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) growth in the north-western Kola Peninsula 59

Kumakhova T. Kh. Peculiarities of the *Malus domestica* (*Posaceae*) fruit anatomy depending on the altitude of cultivation in mountains 75

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 85

Orlova L. V. The system of native and introduced species of *Pinus* (*Pinaceae*) in Russia. 2. Subgenus *Pinus* 85

Imkhanitskaya N. N. Synopsis of the Caucasian *Ephedra* species (*Ephedraceae*). II. Section *Monospermae* 94

Doweld A. B. Re-classification of the carboniferous genus *Eusphenopteris* (*Lyginopteridaceae* / *Lagenostomataceae — Lyginopteridophyta*) 102

Sokoloff D. D. On the generic limits of Coronilla and Hippocrepis (Leguminosae) 108

Kamelin R. V., Sytin A. K., Shishlova J. N. A new species of the genus *Astragalus* (*Fabaceae*) from Ergeni Upland (South-Eastern European Russia) 114

Lazkov G. A. A new species of the genus *Gastrolychnis* (*Caryophyllaceae*) from China . . 119

FLORISTIC FINDINGS 123

Sukhorukov A. P. *Senniella spongiosa* (*Chenopodiaceae*), a new alien species for the flora of Middle Asia from Australia 123

Nekratova N. A., Nekratov N. F., Nekratova A. N. Vascular plants new and rare to the Kuznetsky Alatau flora 126

Kravchenko A. V., Rudkovskaya O. A., Timofeeva V. V. New and rare to Karelia vascular plant species in the flora of Petrozavodsk town 132

JUBILEES AND MEMORIAL DATES 142

Skabichevskaya N. A., Strelnikova N. I. In memoriam: Alexandr Pavlovich Skabichevsky (1904—1990) 142

Naumenko Yu. V. Tatyana Andreevna Safonova (on the 70-years anniversary) 148

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 153

Jeffrey C. *A. N. Sennikov.* Bibliographic catalogue of *Hieracium* and *Pilosella* names published by Finnish authors // Norrlinia. 2002. Vol. 9. P. 1—109 153

Index of new plant names 156

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2003. Т. 88. № 6)

Стр.

Шамров И. И. Интегумент цветковых растений: происхождение, дифференциация, структура и функции 1

Абрамова Л. И., Авалкина Н. А., Голубева Е. А., Голубовская И. Н. Эмбриологические аномалии развития двойных мутантов *Zea mays* (*Poaceae*) 31

СООБЩЕНИЯ 36

Блинова И. В. Онтогенетическая структура и динамика популяций *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в разных частях ареала вида 36

Быченко Т. М. Онтогенетические состояния двух редких видов *Cypripedium macranthon* и *Calypso bulbosa* (*Orchidaceae*) в Прибайкалье 48

Алексеев А. С., Сорока А. Р. Анализ долговременных тенденций роста *Pinus sylvestris* на северо-западе Кольского полуострова 59

Кумахова Т. Х. Некоторые особенности анатомии плодов *Malus domestica* (*Rosaceae*) в зависимости от высоты культивирования в горах 75

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 85

Орлова Л. В. Система дикорастущих и интродуцированных видов *Pinus* (*Pinaceae*) России. 2. Подрод *Pinus* 85

Имханицкая Н. Н. Конспект кавказских видов рода *Ephedra* (*Ephedraceae*). II. Секция *Monospermae* 94

Доуэльд А. Б. Ре-классификация каменноугольного рода *Eusphenopteris* (*Lyginopteridaceae* / *Lagenostomataceae* — *Lyginopteridophyta*) 102

Соколов Д. Д. Об объеме родов *Coronilla* и *Hippocrepis* (*Leguminosae*) 108

Камелин Р. В., Сытин А. К., Шишлова Ж. Н. Новый вид рода *Astragalus* (*Fabaceae*) с возвышенности Ергени (юго-восток Европейской России) 114

Лазьков Г. А. Новый вид рода *Gastrolychnis* (*Caryophyllaceae*) из Китая 119

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 123

Сухоруков А. П. *Senniella spongiosa* (*Chenopodiaceae*) — новый адвентивный для флоры Средней Азии вид из Австралии 123

Некратова Н. А., Некратов Н. Ф., Некратова А. Н. Новые и редкие для флоры Кузнецкого Алатау виды сосудистых растений 126

Кравченко А. В., Рудковская О. А., Тимофеева В. В. Новые и редкие для Карелии виды во флоре города Петрозаводска 132

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 142

Скабичевская Н. А., Стрельникова Н. И. Памяти Александра Павловича Скабичевского (1904—1990) 142

Науменко Ю. В. Татьяна Андреевна Сафонова (к 70-летию со дня рождения) 148

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 153

Джеффри Ч. *А. Н. Сенников.* Библиографический каталог названий *Hieracium* и *Pilosella*, обнародованных финскими авторами // Norrlinia. 2002. Т. 9. С. 1—109 153

Указатель новых названий растений 156

К сведению читателей!

XI Делегатский съезд Русского ботанического общества будет проходить с 17 по 27 августа 2003 г. в городах Сибири — г. Новосибирске (на базе Центрального сибирского ботанического сада СО РАН) и г. Барнауле (на базе Алтайского государственного университета).

В Новосибирске состоится открытие съезда, пройдут пленарные и секционные заседания. Далее участники съезда переедут в Барнаул, где состоятся организационные и заключительные заседания. Запланирована экскурсионная поездка на Алтай (5 дней).

Справки по адресу: Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, г. Новосибирск-90, 630090, Россия

Телефон: (3882)395467

Факс: (3832)301986

E-mail:norbo@csbg.nsc.ru;tarax@mail.ru
Web-страницы:http://www.csbg.narod.ru,http://caren.nioch.nsc.ru/flora

Уважаемые читатели Ботанического журнала!

Пятый симпозиум Международной ассоциации лихенологов состоится 16—21 августа 2004 г. в г. Тарту (Эстония). Справки можно получить по адресу:

IAL5 Secretariat Institute of Botany and Ecology University of Tartu
Lai Street 38, 51005, Tartu, Estonia

Fax: +372 7 376 222
E-mail: ial5@ot.ee
hptt:33www.ut.ee/ial5

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 6. 1—160.